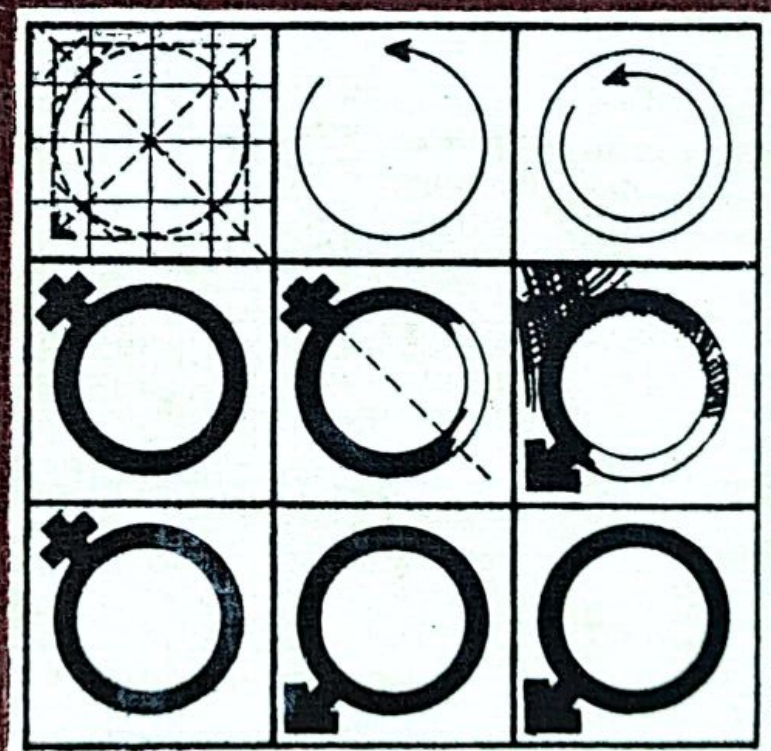


C. PANFIL

GENETICA SEXELOR



DACIA

C. PANFIL
PROF. UNIV. DR. DOC. ÎN ȘTIINȚE

GENETICA SEXELOR

Genetica sexelor, ca și genetica în general, se găsește într-o perioadă de creștere intensă, pentru că dezvoltarea sa este condiționată de necesitatea de a rezolva problemele care apar în domeniul genetic. Genetica sexelor este o problemă de biologie cu multiple implicații teoretice și practice. Confirmarea unui fondament științific acestei probleme este de vastă implică exigență și, totodată, necesită modulul de interpretare a multiplelor ipoteze și teorii ale de controverșate științifice. În primul rând, determinarea și diferențierea sexelor.

Conștient de aceste dificultăți, în lucrarea de față ne-am concentrat, în principal, la aceste probleme și aspecte, care, prin înaltul lor grad de certitudine, au devenit clasice. Nu ne-am angajat în prezentarea și discutarea unor teorii și ipoteze apărute recent în acest domeniu, cu implicațiile lor biologice, economice, etice și politice, deoarece ele vor face obiectul unei alte lucrări intitulată metaforic „Războiul sexelor”, care sperăm să vadă lumina tipăriturii prin aceeași simplitate și exigență a Editurii Dacia.

Prezentarea problemelor se face astfel ca să fie necesitățile științifice, cu o anumită cerc larg de cititori.

O lucrare intitulată astfel și cu o tematică asemănătoare nu cunoaștem să fi apărut recent. Chiar dacă în unele publicații s-au tratat cele două aspecte esențiale ale geneticii sexelor — determinismul și diferențierea sexelor — ele se referă, în primul rând, la animale și mai puțin la plante. În lucrarea de față am abordat ambele aspecte privind genetica sexelor atât la animale, cât și la plante. Acest din urmă aspect — genetica sexelor la plante — a fost și este o problemă actuală, întrucât informațiile științifice în acest domeniu sunt încă puține și în cea mai mare măsură se referă la aspecte de ordin tehnic.

**EDITURA DACIA
CLUJ-NAPOCA, 1984**

CUVÎNT ÎNAINTE

Genetica sexelor, ca și genetica în general, se găsește într-o perioadă de continuu progres, pentru că descoperirile se succed cu o mare repeziciune, cercetările se intensifică și se diversifică pentru a pătrunde în noi domenii ale căror probleme își așteaptă rezolvarea.

Genetica sexelor este o problemă de biologie cu multiple implicații teoretice și practice. Conturarea unui conținut adecvat acestei probleme atât de vaste implică exigență și, totodată, riscul modului de interpretare a multiplelor ipoteze și teorii atât de controversate privind, în primul rând, determinarea și diferențierea sexelor.

Conștient de aceste dificultăți, în lucrarea de față ne-am rezumat, în principal, la acele probleme și aspecte, care, prin înaltul lor grad de certitudine, au devenit clasice. Nu ne-am angajat în prezentarea și discutarea unor teorii și ipoteze apărute recent în acest domeniu, cu implicațiile lor biologice, economice, etice și politice, deoarece ele vor face obiectul unei alte lucrări intitulată metaforic „Războiul sexelor“, care sperăm să vadă lumina tiparului prin aceeași amabilitate și exigență a Editurii Dacia.

Prezentarea problemelor se face astfel ca să fie accesibile atât biologilor, cât și unui cerc larg de cititori.

O lucrare intitulată astfel și cu o tematică asemănătoare nu cunosc să fi apărut recent. Chiar dacă în unele publicații s-au tratat cele două aspecte esențiale ale geneticii sexelor — determinismul și diferențierea sexelor — ele se referă, îndeosebi, la animale și mai puțin la plante. În lucrarea de față se abordează aspecte privind genetica sexelor atât la animale, cât și la plante. Acest din urmă aspect — genetica sexelor la plante — a fost și este mai puțin studiat, informațiile sînt puține, ceea ce se reflectă și în cele prezentate de noi.

La elaborarea acestei lucrări am utilizat, printre alte publicații accesibile, monografia *Determinarea și diferențierea sexuală la vertebrate*, elaborată de distinsul și regretatul Acad. prof. Victor Preda, care a cunoscut lucrarea ce o prezint și dorea s-o prefățeze.

Mulțumesc tuturor celor care m-au ajutat cu material bibliografic și sugestii. Aceleași sentimente și gratitudine exprim Editurii Dacia pentru tot ce a făcut ca această lucrare să apară în condiții optime.

Cluj-Napoca, 1982

AUTORUL

CUPRINSUL

<i>Cuvînt înainte</i>	5
CAP. I. REPRODUCEREA SEXUATĂ, FENOMEN CU IMPLICAȚII GENETICE	11
1.1. <i>Reproducerea asexuată</i>	11
1.2. <i>Reproducerea sexuată</i>	12
1.3. <i>Diferite tipuri de sexualitate</i>	13
1.3.1. <i>Tipuri de sexualitate la animale</i>	13
1.3.2. <i>Tipuri de sexualitate la plante</i>	14
1.4. <i>Importanța genetică a reproducerii sexuate</i>	15
1.5. <i>Sexualitatea ca mecanism de izolare a speciilor</i>	19
1.5.1. <i>Izolarea ecologică</i>	19
1.5.2. <i>Izolarea sezonală</i>	20
1.5.3. <i>Izolarea sexuală, psihologică sau etologică</i>	20
1.5.4. <i>Izolarea mecanică</i>	21
1.5.5. <i>Izolarea gametică sau gametofitică</i>	21
1.5.6. <i>Izolarea zigotică</i>	22
1.5.7. <i>Debilitatea și letalitatea hibridilor interspecifici din F_1</i>	22
1.5.8. <i>Sterilitatea hibridilor interspecifici</i>	23
CAP. II. FILOGENEZA PROCESULUI DE DIFERENȚIERE SEXUALĂ	
2.1. <i>Filogeneza diferențierii sexelor la animale</i>	26
2.2. <i>Filogeneza diferențierii sexelor la plante</i>	30
2.2.1. <i>Etapa Protothallophytae</i>	31
2.2.2. <i>Etapa Euthallophytae</i>	31
2.2.3. <i>Etapa Archegoniatae</i>	35
2.2.4. <i>Etapa Spermatophytae</i>	36
CAP. III. GAMEȚII SAU CELULELE SEXUALE	39
3.1. <i>Caracteristicile generale ale gameților</i>	39
3.2. <i>Separarea germenului de somă</i>	40
3.3. <i>Există sau nu o „linie germinală”?</i>	42
3.4. <i>Gameții la animale</i>	44
3.4.1. <i>Morfologia, structura și biologia ovulului</i>	44
3.4.2. <i>Ovogeneza sau formarea ovulelor</i>	48
3.4.3. <i>Morfologia, structura și biologia spermatozoidului</i>	50
3.4.4. <i>Spermatogeneza sau formarea spermatozoizilor</i>	55
3.4.5. <i>Diferențierea gameților</i>	57
3.4.6. <i>Factorii care influențează gametogeneza la animale</i>	58
3.4.7. <i>Comparație între spermatogeneza și ovogeneza</i>	58

3.5. Gameții la plante	60
3.5.1. Morfologia și structura gameților femeli	61
3.5.2. Formarea gameților femeli	63
3.5.3. Morfologia și structura gameților masculi	65
3.5.4. Formarea gameților masculi	66
3.6. Concluzii	67
CAP. IV. FECUNDAREA	68
4.1. Semnificația fecundării	68
4.2. Aspecte generale ale fecundării la animale	69
4.3. Consecințe ale fecundării	73
4.3.1. Conul de atracție, de fecundare sau de intrare	74
4.3.2. Membrana de fecundare	76
4.3.3. Blocarea polispermiei	77
4.3.4. Evoluția spermatozoidului în ovul	78
4.3.5. Formarea pronucleilor	79
4.3.6. Schimbări structurale și metabolice în ovulul fecundat	80
4.4. Fecundarea la plante	81
4.4.1. Influența gametului patern asupra unor organe maternelor la plante	82
4.5. Forme anormale și neobișnuite de fecundare	85
4.5.1. Polispermia	85
4.5.2. Poliandria sau singamia poliandrică	86
4.5.3. Poliginia	86
4.5.4. Refecundarea	87
4.5.5. Partenogeneza	87
4.5.6. Fecundarea parțială	89
4.5.7. Aposporia	89
4.5.8. Apogamia	89
4.5.9. Poliembria	90
4.5.10. Partenocarpia	90
4.6. Selectivitatea în procesul fecundării	90
4.7. Activitatea genică în procesul fecundării	93
4.8. Fecundarea somatică (transplantarea nucleară)	94
4.9. Transferul de ovule fecundate de la un animal la altul	95
4.10. Fecundarea „in vitro”	96
4.11. Feromonii sexuali	98
CAP. V. DETERMINAREA SEXELOR	101
5.1. Teoria cromozomală a determinării sexelor	102
5.1.1. Determinarea sexelor de cromozomii sexului	105
5.1.2. Identificarea sexului heterogametie	110
5.1.3. Particularități ale cromozomilor sexului	111
5.1.4. Originea și evoluția diferențierii cromozomilor sexului	115
5.1.5. Comportarea cromozomilor sexului în meioză și fenomenul de nondisjunție a acestora	119
5.1.6. Aberații în numărul și structura cromozomilor sexului	122
5.1.7. Critica teoriei privind rolul preponderent al cromozomilor sexului în determinarea sexelor	127
5.2. Teoria metabolică a determinării sexelor	128
5.2.1. Deosebiri biochimice și histologice între mascul și femelă la embrion și adult	129

5.2.2.	Schimbarea naturală a sexului în ontogeneză	130
5.2.3.	Schimbarea artificială a sexului în ontogeneză	131
5.2.4.	Hormonii sexuali și determinarea sexelor	131
5.2.5.	Freemartinismul	140
5.2.6.	Critica teoriei metabolice a determinării sexelor	143
5.3.	Alte teorii privind determinarea sexelor	144
5.3.1.	Determinarea sexelor de starea diploidă sau haploidă a individului	144
5.3.2.	Rolul autozomilor în determinarea sexelor	146
5.3.3.	Determinismul citoplasmatic și nucleocitoplasmatic al sexelor	149
5.3.4.	Rolul mutațiilor în determinarea sexelor	152
5.3.5.	Determinarea sexului de gene sexuale	153
CAP. VI.	DIFERENȚIEREA SEXELOR	155
6.1.	Caracteristicile primare și secundare ale sexelor	155
6.2.	Diferențierea sexuală a gonadelor	156
6.2.1.	Teoria cromozomală privind diferențierea sexuală a gonadelor	156
6.2.2.	Factorii intragonadici care influențează diferențierea sexuală a gonadelor	157
6.2.3.	Factorii extragonadici intraembrionari care influențează diferențierea sexuală a gonadelor	160
6.2.4.	Rolul factorilor mediului extern în diferențierea gonadelor	161
6.3.	Diferențierea tractului genital și a organelor genitale externe	161
6.3.1.	Rolul hormonilor sexuali în diferențierea tractului și a organelor genitale	162
6.3.2.	Mecanismele diferențierii tractului și a organelor genitale	163
6.3.3.	Rolul factorilor extragonadici embrionari în diferențierea tractului și a organelor genitale	164
6.4.	Bazele embriologice ale diferențierii sexelor	164
6.5.	Etapele de sexualizare la om	167
CAP. VII.	EREDITATEA CARACTERELOR ȘI ÎNSUȘIRILOR LEGATE, INFLUENȚATE SAU LIMITATE DE SEX	170
7.1.	Ereditatea caracterelor și însușirilor legate cu cromozomii sexului (sex-linkage)	170
7.1.1.	Ereditatea caracteristicilor legate de sex la organisme cu sexul mascul heterogametic (tipul <i>Drosophila</i>)	171
7.1.2.	Ereditatea caracteristicilor legate de sex la organisme cu sexul heterogametic (tipul <i>Abraxas</i>)	178
7.1.3.	Ipoteza Lyon	181
7.1.4.	Frecvența genelor și echilibrul unei populații în cazul genelor în-lănțuite cu sexul	183
7.1.5.	Importanța teoretică și practică a sex-linkajului	186
7.2.	Ereditatea caracterelor și însușirilor influențate sau controlate de sex	187
7.3.	Ereditatea caracterelor limitate de sex	189
CAP. VIII.	CROMATINA SEXUALĂ	192
8.1.	Introducere	192
8.2.	Caracteristicile generale ale cromatinei sexuale	193
8.2.1.	Aspectul și localizarea granulelor de cromatină sexuală	193
8.2.2.	Mărimea granulelor de cromatină sexuală	194
8.2.3.	Frecvența cromatinei sexuale	194
8.2.4.	Numărul granulelor de cromatină sexuală	195
8.2.5.	Structura cromatinei sexuale	195

8.3. Caracteristicile particulare ale cromatinei sexuale din leucocitele sanguine	196
8.3.1. Apendicele nuclear sexual	196
8.3.2. Tipuri de apendici nucleari	196
8.3.3. Importanța apendicilor nucleari	197
8.4. Originea și natura cromatinei sexuale	198
8.5. Cromatina sexuală în mitoză, meioză și ontogeneză	200
8.5.1. Comportarea granulelor de cromatină sexuală în diviziunile mitotice și meiotice din spermatogeneză și ovogeneză	200
8.5.2. Apariția cromatinei sexuale în ontogeneză	201
8.6. Relațiile dintre cariotip, cromatina sexuală și apendicele nuclear	201
8.6.1. Relații de ordin numeric	202
8.6.2. Relații de ordin structural	203
8.7. Cromatina sexuală și apendicele nuclear în nucleele aneuploide și poliploide	204
8.8. Cromatina sexuală și apendicele nuclear în tumori	204
8.9. Concluzii	204
CAP. IX. INCOMPATIBILITATEA SEXUALĂ	206
9.1. Incompatibilitatea sexuală și sterilitatea	206
9.2. Descoperirea fenomenului de incompatibilitate	207
9.3. Răspîndirea incompatibilității în natură	208
9.4. Clasificarea sistemelor de incompatibilitate la plantele cu flori	209
9.5. Bazele fiziologice ale autoincompatibilității	210
9.5.1. Localizarea mecanismului fiziologic al autoincompatibilității	210
9.5.2. Bariera stigmatică a autoincompatibilității	211
9.5.3. Inhibarea creșterii tubului polenic în stil	214
9.5.3.1. Homostilia	214
9.5.3.2. Heterostilia	216
9.5.4. Reacția de incompatibilitate în ovar	217
9.6. Bazele genice ale incompatibilității	218
9.6.1. Interacțiunea și controlul genic	218
9.6.2. Sisteme de autoincompatibilitate	219
9.6.3. Autoincompatibilitatea și citologia polenului	221
9.7. Biochimia autoincompatibilității	222
9.7.1. Structura biochimică a polenului	222
9.7.2. Reacțiile biochimice de la suprafața stigmatului	223
9.7.3. Biochimia reacțiilor în stil	224
9.7.4. Reacțiile biochimice din ovar	225
9.8. Teorii privind incompatibilitatea sexuală	226
9.9. Învingerea autoincompatibilității	229
9.9.1. Modificarea condițiilor genice	230
9.9.2. Modificarea condițiilor de mediu	231
9.10. Incompatibilitatea și ameliorarea plantelor	233
9.10.1. Pseudoautofertilitatea și pseudocompatibilitatea	234
9.10.2. Pseudoautofertilitatea la trifoiul roșu	235
CAP. X. DIRIJAREA SEXELOR	238
10.1. Schimbarea raportului natural dintre sexe (sex-ratio)	239
10.2. Inversarea sau „redeterminarea” sexelor	246
10.3. Dirijarea sexului prin diferite condiții de mediu	249
BIBLIOGRAFIE SELECTIVĂ	252

CAPITOLUL I

REPRODUCEREA SEXUATĂ FENOMEN CU IMPLICAȚII GENETICE

Reproducerea este proprietatea organismelor vii de a da naștere unor urmași prin care se asigură perpetuarea speciilor. Sub o altă formă, ea este definită ca producerea sau autoproducerea unui organism, a unei celule sau a organitelor celulare de unul la fel cu el însuși. Reproducerea este o manifestare vitală esențială și universală în lumea vie. Ea este o consecință a metabolismului, pentru că procesul autoreproducerii materiei vii are loc în urma prevalării proceselor de asimilație asupra celor de dezasimilație.

Procesul reproducerii îmbracă forme diferite și este consecință unei adaptări tot mai perfecte a organismelor la mediu, în decursul filogenezei. De aceea, modul de reproducere este condiționat și de locul pe care îl ocupă organismul pe scara evolutivă. Diferitele moduri de reproducere prezintă o mare importanță în cunoașterea legilor eredității și variabilității. La organisme unicelulare, reproducerea se confundă cu diviziunea celulară. La ființele pluricelulare ea poate fi *asexuată* (agamă) sau *sexuată* (singamă).

1.1. REPRODUCEREA ASEXUATĂ

Reproducerea asexuată se realizează pe seama unei celule sau a unui singur individ pluricelular de la care se detașează diferite porțiuni sau anumite organe specializate, capabile să dea naștere la noi indivizi. Reproducerea asexuată este o formă primitivă și este caracteristică, în general, organismelor cu o organizare mai simplă (unicelulare), dar nu este exclusă nici la unele ființe cu o organizare superioară (metazoare și metafite). Reproducerea asexuată poate fi în unele cazuri singurul mod de reproducere a unor specii sau ea poate să aibă loc în ciclul de reproducere sexuată a unui

organism ca o parte esențială sau neesențială a ciclului de viață a organismului respectiv.

În cazul reproducerii asexuate este o *ereditate simplă*, adică noii indivizi obținuți pe această cale moștenesc caracterele și însușirile unui singur „părinte“.

1.2. REPRODUCEREA SEXUATĂ

Reproducerea sexuată, modul cel mai frecvent de înmulțire a organismelor vii, presupune existența gameților de sexe diferite, care prin unirea lor dau naștere unui nou organism.

Reproducerea sexuată poate fi:

Reproducere eusexuată, când se formează gameți haploizi, diferiți de celulele somatice diploide. Este tipul cel mai caracteristic și mai frecvent.

Reproducere subsexuată, când nu se formează gameți, iar conjugarea se realizează între celule somatice sau vegetative (la *Basidiomicetes* și la alte grupe de ciuperci, precum și conjugarea la bacterii).

Reproducere parasexuată sau transsexuată sau reproducerea prosexuată, cuprinde toate procesele de reproducere și de recombinare genetică care nu prezintă o alternanță normală a meiozei și fecundării, astfel că nu realizează diploidizarea. Exemplu în acest sens sînt transducția, sexducția, transformarea și recombinarea genetică la bacteriofagi.

Reproducerea sexuată este consecința unei adaptări mai perfecte a organismelor la condițiile de viață. Însuși Ch. Darwin, la timpul său, a arătat că procesul sexual apare ca o necesitate a organismelor în lupta lor pentru existență. Reproducerea sexuată reprezintă o treaptă superioară în evoluția organismelor față de reproducerea asexuată.

Așadar, procesul sexual apare ca o necesitate pe o anumită treaptă a evoluției materiei vii.

Sexualitatea este un proces care își imprimă pecetea asupra unei infinități de amănunte ale formei, structurii și funcției organismului, iar la om și asupra unei infinități de aspecte ale vieții psihice. O sexualitate normală și pregnantă la om poate fi semnul unei dezvoltări organice armonioase, premisă a vigoriei sufletești.

1.3. DIFERITE TIPURI DE SEXUALITATE

Datorită condițiilor diferite de apariție, formare și evoluție a sexelor la organismele vii s-au conturat mai multe tipuri de sexualitate. Dintre acestea, unele constituie procese normale de reproducere sexuată a animalelor și plantelor, iar altele fenomene anormale, datorită unor „erori” ce apar în procesul de sexualizare. Pentru început, vom prezenta în continuare numai tipurile de sexualitate normală și frecvente atât la animale, cât și la plante, urmînd ca formele aberante ale sexualizării, cât și cauzele lor, să fie descrise atunci cînd se vor prezenta mecanismele de determinare și diferențiere a sexelor.

1.3.1. TIPURI DE SEXUALITATE LA ANIMALE

După caracterele sexuale ale organismelor animale adulte, biologii au împărțit animalele în două mari categorii: *animale gonocorice*, care au sexele separate pe indivizi distincți, și *animale hermefrodite*, care au ambele sexe în același individ.

a. *Gonocorismul* este caracteristic majorității animalelor. În acest caz, apar deosebiri între indivizii de sex opus, privind caracterele sexuale, cromatina sexuală și cromozomii sexului.

Caracterele sexuale macroscopice care deosebesc doi indivizi gonocorici de sex opus sînt *caracterele sexuale primare* (glandele sexuale, tractele genitale, aparatele de copulație și glandele anexe) și *caracterele sexuale secundare* ale individului (apariția și dezvoltarea mamelelor, apariția părului în anumite părți ale corpului la om; a unui penaj anumit la păsări etc.).

Cromatina sexuală este o granulă bazofilă, constituită din ADN și ARN care, la unele vertebrate, se găsește numai în nucleul celulelor de la indivizi de sex femel.

Cromozomii sexului sau *heterocromozomii* sînt niște cromozomi cu funcții speciale care poartă genele sexualizante. Ei au fost notați cu X și Y. La om și la alte animale cînd se unesc doi gameți cu cromozomul X rezultă un individ de sex femel, iar cînd se unește un ovul cu cromozomul X cu un spermatozoid cu cromozomul Y rezultă sexul mascul. Adică femelele au formula XX, iar masculii XY.

b. *Hermefroditismul* este mai puțin frecvent în regnul animal și apare sub mai multe aspecte:

— Hermafroditism cu autofecundare, care apare la unii spongieri, la unele cestode (tenia);

— Hermafroditism cu încrucișare și fecundare reciprocă, cu maturarea sincronă a gameților; ambii indivizi care se încrucișează au simultan rolul de mascul și de femelă (la *Dendrocoelium*, *Planaria* ș.a.);

— Hermafroditism cu încrucișare și fecundare reciprocă, cu maturarea nesincronă a gameților. În acest caz unul dintre indivizi are rol de mascul, iar celălalt rol de femelă. Poate să apară fenomenul de *protandrie* (când maturarea gameților masculi precede maturarea celor femeli) sau *protogenie* (când maturarea gameților femeli precede maturarea gameților masculi). Este o formă de hermafroditism care apare la spongieri, celenterate, turbelariate, trematode, unele cestode, oligochete, unele gasteropode și la urocordate;

— Hermafroditism cu intersexualitate naturală, ce se găsește la unii pești și la unele amfibii;

— Hermafroditism incipient, când cele două sexe opuse au inițial aceeași șansă de a se manifesta. Se întâmplă la animalele gonocorice, care inițial au o bipotențialitate sexuală și numai apoi apare diferențierea și dezvoltarea spre un singur sex (V. Preda, 1968).

Din prezentarea sumară a celor două tipuri esențiale de sexualitate la animale rezultă că hermafroditismul apare în general la majoritatea animalelor inferioare pe când gonocorismul este un atribut al vertebratelor superioare. Acestea din urmă, în fazele incipiente ale dezvoltării lor, au un hermafroditism potențial, o bipotențialitate sexuală care apoi se dezvoltă spre un singur sex. Toate acestea sînt o dovadă că evoluția filogenetică a animalelor privind sexualitatea a fost de la hermafroditism spre gonocorism și nu invers.

1.3.2. TIPURI DE SEXUALITATE LA PLANTE

După modul cum sînt repartizate organele sexuale pe plante (androceul și gineceul) apar mai multe tipuri de sexualitate:

a. *Bisexuate*, când organele femele și cele masculine se găsesc pe aceeași plantă. Plantele bisexuate la rîndul lor pot fi:

— *Hermafrodite*, când ambele sexe se găsesc în aceeași floare (la peste 75% din angiosperme). Florile hermafrodite sînt de două feluri și anume: *homogame*, la care androceul și gineceul ajung la maturitate în același timp, creînd posibilitatea autopolenizării, și

dichogame, cînd androceul și gineceul nu ajung la maturitate în același timp (nu se pot autopoleniza). Dichogamia prezintă două variante: *protandria*, cînd androceul ajunge la maturitate înaintea gineceului (*Malvaceae* ș.a.) și *protogenia*, cînd gineceul se maturează înaintea androceului (*Rosaceae*, *Solanaceae* etc.). Dichogamia este deci un hermafroditism morfologic nu și fiziologic.

— *Monoice*, cînd cele două sexe se găsesc pe aceeași plantă dar în flori sau inflorescențe diferite, ca de exemplu la porumb (*Zea mays*), nuc (*Juglans regia*), fag (*Fagus silvatica*) etc.

b. *Unisexuate* sau *dioice*, cînd florile masculine (staminele) și florile femele se găsesc pe plante diferite din cadrul aceleiași specii, ca la cîneapă (*Cannabis sativa*), plop (*Populus*), salcie (*Salix*) etc.

La plantele superioare, ca și la animalele superioare, speciile bisexuate au derivat din speciile hermafrodite sau monoice prin mutație și selecție naturală. Speciile unisexuate diferă de cele bisexuate prin faptul că posedă un mecanism care suprimă potențialitatea sexului opus, mascul, respectiv femel, care nu se manifestă.

Din prezentarea succintă a diferitelor tipuri de sexualitate la animale și la plante rezultă că reproducerea sexuată la organismele superioare este o reproducere *anizogamă*, adică gameții se deosebesc morfologic între ei. La animalele superioare este predominantă anizogamia gonochorică iar la plantele superioare predomină anizogamia hermafrodită alogamă.

1.4. IMPORTANȚA GENETICĂ A REPRODUCERII SEXUATE

Reproducerea sexuată reprezintă pentru evoluție o forță atît progresivă cît și conservativă. Trecerea de la reproducerea asexuată, prin diviziuni binare sau multiple, la reproducerea sexuată, în cursul evoluției, a dus la o creștere foarte mare a potențialului de variabilitate genetică.

Foarte multe genotipuri sînt produse, testate de selecția naturală și stocate, dacă e nevoie, într-o specie care se reproduce sexuat. Un organism care se reproduce asexuat se poate înmulți foarte rapid și poate răspîndi genotipurile cele mai bine adaptate în detrimentul altora. Organismele cu reproducere sexuată nu lasă niciodată urmași absolut identici cu ele însele din punct de vedere genetic; un organism cu un genotip foarte bun lasă urmași care, în medie, sînt mai puțin adaptați decît el însuși. Totuși, apreciind după preponderența reproducerii sexuate printre organismele vii, acest mod de reproducere prezintă mai multe avantaje decît dezavantaje.

Avantajele reproducerii sexuate:

a. *Asigură înmulțirea organismelor.* Înmulțirea, în sensul strict al cuvîntului, reprezintă sporirea numărului de indivizi într-o populație. Nu întotdeauna reproducerea unor indivizi înseamnă și înmulțirea numărului lor total în cadrul colectivității (populației). O înmulțire este numai atunci cînd o pereche de părinți dă naștere la mai mulți de doi urmași viabili. Cînd o familie are un singur copil, reproducerea nu asigură și înmulțirea. Cazuri de reproducere fără înmulțire sînt rare în natură.

b. *Asigură recombinația genetică și segregarea,* adică o mare variabilitate ereditară la descendenți, ceea ce îmbogățește continuu baza ereditară a organismelor.

Recombinația genetică poate să apară în următoarele împrejurări:

— *În diviziunea meiotică* unde are loc disjuncția independentă a cromozomilor omologi. Se știe că în fiecare pereche de cromozomi omologi unul este de origine maternă, iar celălalt de origine paternă. Dacă notăm cu I, II, III cromozomii de origine maternă și cu 1, 2, 3, cromozomii de origine paternă, cromozomii omologi pot fi: I 1, II 2, III 3. În meioză fiecare din cei doi cromozomi omologi au aceeași șansă de a migra la un pol sau la altul al celulei respective. În urma telofazei primei diviziuni meiotice, considerînd numai cele trei perechi de cromozomi, rezultă opt combinații haploide și anume:

I	II	III	I	II	III	1	2	III	1	2	3	I	2	III	I	II	3	I	2	3	1	II	3
1	2	3	I	2	3	I	II	3	I	II	III	1	II	3	1	2	III	1	II	III	I	2	III

Combinațiile posibile sînt deci în număr de 2^3 . Dacă ne referim din acest punct de vedere la cariotipul uman cu 46 de cromozomi, numărul combinațiilor genetice haploide se ridică la 2^{23} , adică la 8.388.608 combinații. Așadar, este clar că în urma segregării cromozomilor în meioză rezultă gameți cu o mare diversitate genetică.

— *În procesul fecundării,* unde gameții se unesc între ei în timpplător pînă la epuizarea tuturor posibilităților de combinare. Din exemplul ipotetic dat mai înainte rezultă opt tipuri de gameți. Cele opt tipuri de gameți de sexe diferite sînt capabile să realizeze, prin fecundare, 64 de combinații diploide, adică $2^3 \times 2^3$. Un anumit individ are șansa de 1 din 64 să se asemene unul cu altul. La om, unde pot rezulta 8.388.608 tipuri de gameți, copiii unui cuplu dat vor avea șansa de numai 1 la 8.388.608² de a se asemana în ceea ce privește proveniența cromozomilor lor de la cei patru bunici.

Cunoscut fiind rolul cromozomilor în vehicularea zestre ereditare de la o generație la alta, combinațiile lor, în urma segregării

meiotice, duc la o mare diversificare genetică a gameților și a zigotilor ce iau naștere în urma fecundării.

— În procesul de *crossingover*, când are loc un schimb de fragmente de cromatide cu gene între cromatidele nesurori ale cromozomilor omologi. De aceea, fenomenul se numește chiar *schimb de gene*. În acest caz, cromozomii materni și paterni, grupați în perechi omoloage, nu se transmit ca unități identice cu cele ce au fost inițial în celulele sexuale. Deoarece între unii cromozomi omologi are loc un schimb de segmente de cromatide și de gene, cromozomii respectivi, după meioză, poartă gene care înainte au fost într-o altă înlanțuire în perechea de cromozomi omologi. În urma celei de a doua meioze, din perechea de cromozomi omologi afectată de *crossingover* rezultă doi cromozomi monocromatidici de tip parental și doi de tip recombinat, fiecare repartizat separat în câte un gamet; adică apar doi gameți identici cu cei inițiali și doi gameți cu schimb de gene în urma fenomenului amintit.

Despre o recombinare genetică se poate vorbi și la organismele mai puțin evolute (la procariote) unde se cunosc mai multe mecanisme pentru realizarea acestui deziderat: transformarea, transducția, sexducția, conjugarea și recombinarea virală.

c. *Asigură vitalitatea organismelor*. Reproducerea sexuată condiționează creșterea vitalității organismelor. Vitalitatea provine din contradicția biologică ce se realizează în zigot în urma fecundării și este sursa dezvoltării viitoare a embrionului, sursa puterii de viață a viitorului organism. Contradicția amintită, respectiv vitalitatea, este asigurată prin procesul încrucișării, adică prin fecundarea ovulului sau a oosferei cu un gamet mascul străin, deosebit din punct de vedere biologic și genetic.

Ch. Darwin, și apoi alți biologi, studiind diferitele adaptări ale organelor florale, în vederea unei polenizări încrucișate, au ajuns la concluzia că sensul biologic al reproducerii sexuate constă în utilitatea fecundării încrucișate. Fecundarea cu polen străin este un fenomen realizat prin selecție naturală. „Cît de ciudat — arată Darwin — este faptul că polenul și stigmatul aceleiași flori, care se găsesc într-o vecinătate imediată, parcă pentru a asigura autofecundarea, și sînt totuși atîtea cazuri de sterilitate. Cît de simplu se explică toate aceste fapte dacă admitem că încrucișarea cu alți indivizi este folositoare și chiar necesară“. Această utilitate a încrucișării se manifestă prin mărirea adaptabilității, vigurozității și fertilității la descendenți. După Ch. Darwin, avantajele reproducerii sexuate încrucișate rezidă în natura diferită a gameților care participă la fecundare. Oricît de mică diferență este între cei doi gameți, ea este absolut necesară, deoarece „...descendența provenită din combi-

narea a doi indivizi deosebiți, mai ales dacă strămoșii lor au fost supuși unor condiții de viață diferite, este superioară în ceea ce privește înălțimea, greutatea, constituția și prolificitatea, față de descendența provenită după autofecundarea fiecăruia dintre părinți. Deci încrucișarea apare ca o necesitate logică.

De aici se desprinde și o altă concluzie: autofecundarea de durată și împerecherile înrudite la animale sînt vătămătoare organismelor din punct de vedere biologic. Rezultatele negative constau în reducerea puterii de viață, în scăderea fertilității și apariția de monstruozi. Aceste efecte sînt o consecință a lipsei unei diferențieri necesare între celulele sexuale care se unesc în procesul fecundării.

d. *Asigură selectivitatea în procesul fecundării.* La toate organismele vii, unui gamet femel îi corespunde un număr apreciabil de gameți masculi. Din aceștia o parte ajung în aceeași situație favorabilă pentru a fecunda ovulul sau oosfera. Cu toate acestea, fecundarea se face numai cu un singur gamet mascul, cu cel „ales” de gametul femel. Această alegere preferențială nu trebuie înțeleasă în sens antropomorfic, ci în sensul unei interacțiuni de ordin biologic și chiar genetic care se realizează între organismele femele și masculine, între gametul mascul și organele sexuale femele și în ultimă instanță între gametul femel și cel mascul.

Ch. *Darwin* a fost primul care a semnalat acest proces la plante și a arătat de la început că selectivitatea în procesul fecundării apare ca o necesitate a legii utilității încrucișării. Dacă nu ar fi această capacitate selectivă atunci plantele și animalele nu ar putea trage foloase în urma fecundării încrucișate. Pentru fecundarea unui ovul sau a unei oosfere este nevoie de un gamet mascul străin, dar nu de orice fel. Gameții femeli au o capacitate extraordinară de a distinge gameții masculi, care au aceeași ereditate, dar provin de la alți indivizi. Toate acestea sînt rezultatul unei adaptări a organismului prin selecția naturală.

e. *Asigură efectul heterozis*, adică acea superioritate a organismelor hibride în prima generație (F_1) față de formele parentale, exprimată prin vigurozitate, adaptabilitate, capacitate de producție, rezistență la boli și dăunători etc. Efectul heterozis se manifestă atât la plante cît și la animale, dar nu orice încrucișare generează heterozis. Sînt bine cunoscute manifestările diferite ale heterozisului la încrucișările reciproce (directe și inverse), ceea ce explică gradul inegal al influenței eredității materne și paterne asupra calității descendenței.

Din cauza avantajelor numeroase și extrem de importante pe care le oferă reproducerea sexuală alogamă există numeroase spe-

cii unisexuate, mai ales la animale, iar la specii bisexuate există diferite mecanisme care determină autosterilitatea lor. Chiar și la speciile hermafrodite de plante și animale se realizează adesea fecundarea alogamă, datorită maturării la date diferite a organelor sexuale (protandriei, protogeniei), heterostiliei sau apariției unor mecanisme care determină autosterilitatea lor.

În încheiere, putem afirma că imensa diversitate a naturii vii se datorește în cea mai mare măsură reproducerea sexuată care creează bazele genetice ale diferențierii genotipice a organismelor vii, atât la nivelul diferitelor specii, cât și în interiorul aceleiași specii.

1.5. SEXUALITATEA CA MECANISM DE IZOLARE A SPECIILOR

Prin mecanisme de izolare se înțeleg o serie de agenți interni și externi, factori genetici și negenetici, care previn sau împiedică schimburi de gene între indivizi aparținând la specii diferite, respectiv hibridarea între specii.

Izolarea reproductivă are un rol foarte important în acest sens. Datorită ei, speciile își mențin integritatea genetică, unitatea morfologică, fiziologică și ecologică și continuitatea în timp și spațiu.

Izolarea reproductivă constituie caracteristica de bază a speciilor. Ea protejează speciile de imigrația de gene străine. Orice populație în cadrul unei specii nu poate deveni specie de sine stătătoare dacă nu are un mecanism de izolare reproductivă. Așadar, se poate vorbi de o specie numai dacă aceasta este izolată reproductiv.

Noțiunea de izolare reproductivă a fost introdusă de *Th. Dobzhansky* (1939), care a clasificat-o în mai multe categorii:

1.5.1. IZOLAREA ECOLOGICĂ

Se referă la un fenomen în care unele grupe de indivizi preferă anumite nișe unde găsesc cele mai bune condiții de viață: hrană, umiditate, climă, sol, condiții de reproducere ș.a. Prin acțiunea factorilor menționați, grupurile respective se transformă în populații, apoi în sisteme de populații, separate spațial unele de altele; o separație genetică.

Izolarea ecologică se datorește și faptului că hibrizii care se formează totuși în zonele limitrofe au o vitalitate slabă și nu rezistă presiunii selecției naturale; în consecință sînt eliminați pentru că nu găsesc condiții favorabile de existență.

Cînd nișele ecologice se deosebesc foarte mult între ele (nu au zone de trecere), iar sistemele de populații, deși interfertile, nu se încrucișează între ele, se poate vorbi de specii. O astfel de izolare ecologică duce la *speciația simpatrică*.

1.5.2. IZOLAREA SEZONALĂ

Este determinată de lipsa totală sau parțială de coincidență dintre perioadele de înflorire, respectiv de împerechere a speciilor, adică nu coincid perioadele de unire a gameților masculi cu cei femeli ai speciilor simpatrice. Acest tip de izolare se întâlnește atât la plante cît și la animale.

La *Pinus nigra* și *P. montana*, stigmatul este receptiv 5 zile, iar la *P. sylvestris*, 7 zile, ceea ce asigură o izolare parțială. O astfel de izolare parțială apare și la *Salvia mellifera* care, cu toate că înfloarește mai devreme decît *S. apiana*, perioada de înflorire se suprapune mai multe săptămîni. Ca exemplu de izolare totală, se poate cita cazul speciilor *Phlox bifida*, care înfloarește primăvara timpuriu, *Ph. glaberrima* care înfloarește primăvara tîrziu, *Ph. amplifolia*, vara timpuriu, *Ph. maculata*, vara tîrziu, iar *Ph. paniculata* înfloarește toamna.

La animale, izolarea sezonală se întâlnește la multe specii. De exemplu, între speciile de broaște rîioase *Bufo americanus*, care se reproduc timpuriu, și *Bufo fowleri*, tîrziu, este o izolare totală. Cazuri de izolare sezonală au fost semnalate la pești și la unele insecte. De exemplu, *Drosophila pseudoobscura* se deosebește de *D. persimilis* prin existența anumitor ore din zi rezervate pentru reproducere.

1.5.3. IZOLAREA SEXUALĂ, PSIHOLOGICĂ SAU ETOLOGICĂ

Cînd indivizii de sex mascul și de sex femel ai unor specii manifestă o insuficientă atracție sexuală și psihologică reciprocă sau chiar o totală lipsă de afinitate. Acest tip de izolare este propriu regnului animal. În general, între cele două sexe aparținătoare aceleiași specii există o puternică atracție sexuală și o afinitate psihologică reciprocă. Prin aceasta se împiedică schimbul de gene cu alte specii, deci se asigură integritatea și permanentizarea speciei.

Atracția sexuală și psihologică se bazează pe o serie de stimulatori care asigură atracția partenerilor ce aparțin aceleiași specii și respingerea acelor care aparțin la specii diferite. Stimulatorii pot

fi: vizuali (culoarea părului, penajului și a ochilor, forma și dezvoltarea corpului, mișcările corpului, modul de etalare a acestor pozoabe ș.a.); auditive (cîntecul, chemarea, strigătul, diferite semnale acustice și altele); chimice (secreția diferitelor substanțe odorante, cum sînt feromonii sexuali); mecanici; tactili ș.a. Stimulatorii constituie elemente componente ale fenomenului de curtoazie pe care o fac masculii și femelele înainte de împerechere. În această perioadă partenerii se cunosc, se studiază, își apreciază reciproc însușirile și sfîrșesc prin a se împerechea, dacă aparțin aceleiași specii. În caz contrar, partenerii se resping.

1.5.4. IZOLAREA MECANICĂ

Izolarea mecanică este cauzată de faptul că organele sexuale masculine și femele ale indivizilor care aparțin la specii diferite au adesea o structură care nu permite copulația sau polenizarea între specii diferite. Acest tip de izolare joacă un rol mai puțin important ca mecanism de izolare la animale. În timp ce împerecherea între unele specii este imposibilă din cauza structurii organelor genitale foarte complicate și diferite (de exemplu, speciile de melci din subfamilia *Polygyrinae*), la unele specii de fluturi există o izolare parțială (de exemplu, între *Drosophila pseudoobscura* și *D. persimilis*). Pe baza unei analize mai ample, făcută de N. Ceapoiu (1980), asupra acestei probleme, se conchide că „izolarea mecanică joacă un rol neînsemnat ca mecanism de izolare la animale. Conformarea organelor sexuale servește mai curînd la recunoașterea speciei și ca stimul vizual de atracție între sexe, decît ca mecanism de izolare“ (p. 61). Mai sînt și alți cercetători care pun la îndoială eficiența izolării mecanice în procesul divergenței caracterelor la animale (E. Mayr, 1963). Cu toate acestea, nu se poate nega rolul izolării mecanice, oricît de mic ar fi el.

Izolarea mecanică totală sau cea parțială a fost pusă în evidență și la plante (de exemplu la unele specii din familia *Orchideae*, la unele specii de căldărușe *Aquilegia* din America de Nord).

1.5.5. IZOLAREA GAMETICĂ SAU GAMETOFITICĂ

Izolarea gametică constă în lipsa de afinitate biochimică și fiziologică între gameții masculi (spermatozoizi sau nuclei spermatici) ai unei specii, și gameții femeli (ovule sau oosfere) ai celeilalte specii sau slaba vitalitate a gameților masculi în tractusul sexual femel.

În cazul împerecherii, respectiv a polenizării intraspecifice, apar reacții biochimice care facilitează fecundarea și se formează zigoti. Când indivizii care se încrucișează aparțin la specii diferite apar transformări biochimice care pot slăbi vitalitatea gameților masculi sau pot duce la distrugerea lor. În aceste cazuri, hibridarea dintre specii nu se mai produce sau se obțin zigoti hibridi cu o vitalitate foarte redusă. În consecință, speciile rămân izolate deoarece nu a avut loc un schimb de gene între speciile respective.

1.5.6. IZOLAREA ZIGOTICA

Este determinată de moartea sau slaba vitalitate a zigotilor rezultați din fecundarea unor gameți care aparțin la specii diferite. Zigotii hibridi la plante pot pieri imediat după fecundare și în diferite faze ale dezvoltării embrionare, iar la animale, de asemenea, zigotii hibridi pot muri imediat după fecundare, în primele faze de dezvoltare ale oului, în faza de blastulă sau cel mai frecvent în cea de gastrulă, ca și în fazele de formare a sistemelor de organe, a organelor sau a țesuturilor.

La angiosperme, moartea zigotilor hibridi interspecifici poate fi provocată de transformările ce apar în endospermul hibrid sau de tegumentul seminal (de origine maternă). Moartea embrionului, datorită alterării endospermului, s-a constatat la unele specii de *Iris*, *Gossypium*, *Datura* și *Solanum*. Se pare că la angiosperme, endospermul triază embrionii rezultați din hibridarea între specii. Participarea endospermului în mecanismul izolării zigotice nu este un fenomen general. Această funcție este mai evidentă la speciile cu endosperm bine dezvoltat și mai slabă la plantele cu endosperm redus.

La unii hibridi între specii, pe lângă acțiunea fatală a endospermului, apare și cea a tegumentului seminal. De exemplu, semințele de la hibridii dintre *Linum perene* ♀ X *L. austriacum* ♂ au germinat și s-au dezvoltat numai după îndepărtarea tegumentului seminal.

1.5.7. DEBILITATEA ȘI LETALITATEA HIBRIZILOR INTERSPECIFICI DIN F_1

Este un fenomen ce se întâlnește atât la animale cât și la plante. Cauzele acestor fenomene pot fi vitalitatea scăzută sau lipsa de vitalitate a zigotilor hibridi interspecifici din care provin hibridii in-

terspecifici. La acestea se mai adaugă și alți factori care afectează semiletalitatea și letalitatea hibridilor de la zigot pînă la maturitate.

La animale se cunosc hibridi debili și letali la insecte, pești, amfibieni, păsări, mamifere, care sînt mai puțin studiați pentru că nu prezintă interes deosebit pentru activitatea practică. La plante au fost și sînt mai intens studiate aceste aspecte ale hibridilor interspecifici în scopul creării de noi soiuri.

1.5.8. STERILITATEA HIBRIDILOR INTERSPECIFICI

Este un alt mecanism care intervine în izolarea speciilor. Sterilitatea poate fi genică, cromozomală și citoplasmatică.

— Sterilitatea genică este determinată de anumite gene care deranjează desfășurarea normală a meiozei la hibridii interspecifici. Așa sînt genele pentru asinapsis care împiedică împerecherea cromozomilor și formarea chiasmelor în prima diviziune meiotică. Consecința este repartizarea haotică a cromozomilor la cele două celule-fiice, care atrag după sine formarea, în urma meiozei, a două (anormală), a patru celule incapabile să genereze gameți fertili. De exemplu, hibridii dintre *Drosophila pseudoobscura* și *D. persimilis* (directi și reciproci) dau masculi sterili, datorită perturbării procesului de spermatogeneză (spermatidele degenerază).

Uneori, sterilitatea (chiar letalitatea) hibridilor interspecifici poate fi cauzată și de interacțiunea dintre cromozomul X provenit de la o specie și cromozomul Y provenit de la o altă specie. De exemplu, în urma încrucișării dintre *Chaerocampa elpenor* ♀ X *Metopsilus porcellus* ♂ rezultă femele cu cromozomul X de la *M. porcellus* și cromozomul Y de la *C. elpenor*, afectate de letalitate. În urma încrucișării reciproce *M. porcellus* ♀ X *C. elpenor* ♂, cînd femelele au cromozomul X de la *C. elpenor* și cromozomul Y de la *M. porcellus* sînt viabile. Explicația comportării diferite a femelelor în hibridările reciproce constă în însușirile citoplasmei: în citoplasma de *elpenor* interacțiunea dintre cromozomii X și Y este letală, pe cînd în cea de *porcellus* este normală.

— Sterilitatea cromozomală a hibridilor interspecifici și intergenerici depinde în principal de omologia genomurilor și numărului de cromozomi din garniturile cromozomale ale celor două forme parentale. După N. Ceapoiu (1980), sterilitatea cromozomală poate apărea în următoarele situații:

— Ambele specii parentale au genomuri omoloage, semiomoloage sau neomoloage, cu număr egal sau diferit de cromozomi. În timp ce cromozomii omologi se împerechează și se repartizează regulat la cei doi poli ai fusului de diviziune, cromozomii neomologi nu se împerechează și în consecință se distribuie haotic în celulele-fiice, dând naștere la gameți cu număr diferit de cromozomi, care, adesea, sînt sterili.

— Ambele specii au unul sau mai multe genomuri semiomoloage sau semiomoloage și neomoloage cu același sau diferit număr de cromozomi. Și în acest caz, cromozomii se repartizează neegal în urma meiozei, ceea ce generează gameți sterili.

— Cînd ambele specii au genomuri neomoloage, cromozomii speciilor respective nu se împerechează, ceea ce duce la distribuirea lor în mod inegal în celulele-fiice, rezultînd gameți sterili. O altă cauză a sterilității cromozomale sînt „hibrizii structurali“, adică hibrizii rezultați din hibridarea unor specii cu cromozomi normali și specii a căror cromozomi au fost afectați de aberații structurale, cum sînt deficiențele, duplicațiile, inversiile, translocațiile ș. a.

Factorii care determină sterilitatea genică și cromozomală a hibrizilor interspecifici în F_1 pot acționa și asupra hibrizilor din F_2 (în cazul cînd hibrizii din F_1 dau urmași) sau asupra hibrizilor din generațiile următoare. Deci, în generațiile următoare pot să apară indivizi subvitali, letali, semisterili sau sterili. Aceasta se explică, în general, prin segregarea și recombinarea genelor care determină fenomenul de asinapsis la meioză, precum și prin diferite aberații cromozomale, lipsa de omologie dintre cromozomi etc.

— *Sterilitatea citoplasmatică* este determinată de discordanța care se poate crea între genele cromozomale ale masculului și citoplasma femeiei. Este puțin răspîndită în natură.

Mecanismele de izolare reproductivă menționate trebuie privite nu numai sub aspectul efectelor specifice fiecărui tip, ci și sub cel al cooperării între ele. Totodată trebuie menționat faptul că nici unul dintre mecanismele de izolare reproductivă nu asigură o protecție totală a schimbului de gene de la o specie la alta. De exemplu, sterilitatea hibrizilor interspecifici din F_1 la plante prezintă o mare variabilitate din acest punct de vedere și anume de la o sterilitate totală pînă la o fertilitate completă. Cu toate acestea, sterilitatea hibrizilor este cea mai eficace barieră în calea schimbului de gene între specii, în special la plante. La animale, se consideră că cel mai eficace mecanism de izolare este izolarea sexuală, datorită tendinței înnăscute la animale de a se căuta și de a desfășura o acțiune de curtoazie de împerechere.

CAPITOLUL II

FILOGENEZA PROCESULUI DE DIFERENȚIERE SEXUALĂ

Diferențierea sexuală la animale, ca și la plante, este rezultatul unui lung proces evolutiv și a apărut pe parcursul mai multor trepte de complicare și de perfecționare progresivă a organismelor vii.

Sexualitatea nu este numai apanajul unor grupe de organisme elevate. Ea ocupă un loc bine determinat în ciclul vital, de îndată ce individualitatea organismului este bine definită. Sexualitatea intervine atunci când reproducerea organismului este condiționată de formarea zigotului.

Se cunosc cazuri particulare, la unele animale sau plante mai mult sau mai puțin evoluat, unde sexualitatea prezintă grade diferite de involuție, până la dispariția ei. La astfel de organisme, reproducerea se poate face prin partenogeneză sau asexuat, prin înmugurire, sciziparitate etc., ceea ce la metazoare duce la dispariția mai mult sau mai puțin completă a gonadelor.

La speciile la care sexualitatea nu este obligatorie, ea apare totuși, fiind adesea determinată de condiții neobișnuite (apropierea iernii sau a unui sezon secetos, schimbarea gazdei parazitare, îmbătrânirea și altele), care afectează nutriția și metabolismul și periclitează perpetuarea sau răspândirea lor.

Factorii de mediu (intern și extern), care provoacă apariția unei sexualități sporadice sau accidentale, semnalizează din timp apropierea condițiilor nefavorabile care cer sau oferă organismului o adaptare corespunzătoare. La altă categorie de organisme întâlnim o sexualitate ritmică, cum este alternanța regulată de două generații de forme, periodicizate de succesiunea anotimpurilor.

În cele ce urmează vom încerca să prezentăm succint câteva din aspectele mai semnificative privind filogeneza diferențierii sexuale la animale și la plante.

2.1. FILOGENEZA DIFERENȚIERII SEXELOR LA ANIMALE

La protozoare sau protiste, care au corpul format dintr-o singură celulă, sexualitatea are un loc imprecis în ciclul vital. Ea nu este un proces propriu-zis de reproducere. Formarea de noi indivizi (înmulțirea lor) este, în general, asexuată iar sexualitatea apare ca o excepție la intervale mai mult sau mai puțin regulate și îndepărtate. Existența unor anumite tipuri de sexualitate la speciile inferioare realizează total sau parțial recombinația genetică ce are loc prin procesul de fecundare, cu consecințele ce rezultă privind utilitatea biologică a acestui fenomen.

Procesul sexual, în forma lui inferioară, apare la flagelate. Gameții (celulele sexuale) pot fi identici, *izogameți*, iar copulația se numește *izogamă*, sau pot fi diferiți, *heterogameți*, când copulația este *anizogamă*. În cazul cel mai simplu, gameții se deosebesc numai prin dimensiunile lor. Unii dintre ei sînt mai mari, *macrogameți*, iar alții mai mici, *microgameți* (la *Chlamydomonadinae*). La *Volvox*, macrogameții se aseamănă cu ovulele, iar microgameții cu spermatozoizii metazoarelor. De aceea, copulația la *Volvox* se numește *oogamie*. La *Volvox globator*, ovulele și spermatozoizii se dezvoltă pe aceeași colonie hermafrodită, pe cînd la *Volvox aureus* coloniile sînt dioice.

La protozoare, gameții sînt, în cele mai multe cazuri, expresia întregului organism, care se poate transforma în întregime într-un gamet sau se poate fragmenta în mai mulți gameți. Din contopirea gameților rezultă zigotul. Contopirea dintre izogameți se numește *izogamie*, iar contopirea dintre heterogameți se numește *anizogamie*. Anizogamia este începutul evoluției propriu-zise a procesului sexual, care la animalele superioare protozoarelor apare ca un fenomen constant.

La protozoare, reproducerea sexuată apare alături de cea asexuată, succedîndu-se într-o alternare de generații. Asemenea alternare de generații, observată la protozoare, se numește *primară*. Acest dublu proces de reproducere se mai găsește la multe nevertebrate inferioare și dispare numai la moluște, artropode și vertebrate.

Un exemplu de protozoar, adesea citat, la care coexistă reproducerea asexuată cu cea sexuată este *Paramecium aurelia*. Indivizii acestei specii sînt unicelulari și posedă două tipuri de nuclei: un macronucleu poliploid și un micronucleu diploid cu rol în reproducerea sexuată. Macronucleul controlează procesele metabolice și reacționează cu citoplasma la determinarea tipului de încrucișare. El nu ia parte în procesul meiotic și nici la fuziunea sexuală. Macronucleul se divide la reproducerea asexuată a unui organism, însă

nu a fost dovedit că ar fi o diviziune mitotică tipică. Micronucleii sînt elemente funcționale atît la meioză cît și la fuziunea sexuală; ei se divid mitotic și la reproducerea asexuată. Toți nucleii dintr-o celulă neconjugată sînt diploizi și au același genotip.

Reproducerea asexuată a parameciului, care constă în împărțirea animalului în două și divizare amitotică a macronucleului, este succedată periodic de o reproducere de tip sexual, deoarece prin reproducerea exclusiv asexuată se formează clone cu adaptabilitate redusă. Prin reproducerea sexuală se formează indivizi cu noi combinații genice care le asigură o capacitate de adaptare mai mare la condițiile de viață.

Deoarece fenomenul de reproducere sexuală de la parameci, cunoscut sub denumirea de **conjugare**, prefigurează fenomenul de fecundare de la animalele superioare, îl prezentăm succint în figura 2.1. În ultima diviziune a nucleului, cînd ia naștere un nucleu staționar și unul migrator, se pare că cei doi nuclei rezultați sînt diferențiați sexual și analogi gameților femeli și masculi, și anume nucleul staționar corespunde ovulului iar nucleul migrator spermatozoidului. Nucleul migrator se unește cu nucleul staționar propriu dînd naștere, în fiecare din cei doi parteneri conjugăți, unui singur nucleu, numit *sincarion*, care amintește de nucleul oului fecundat. De reținut este faptul că prin conjugare are loc numai contopirea celor doi nuclei de sexe opuse, nu și a celulelor.

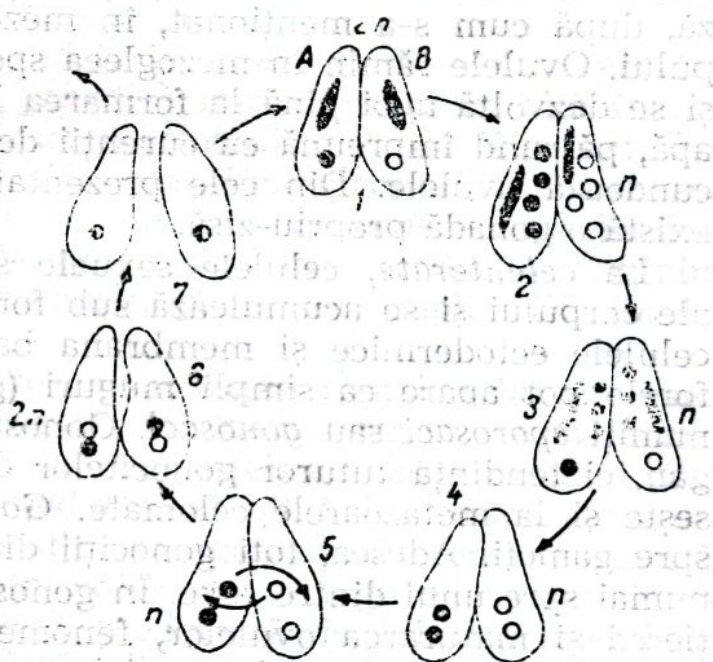


Fig. 2.1. Conjugarea la *Paramecium*: 1 — două tipuri de animale A și B care urmează să se conjughe între ele; 2 — micronucleii din fiecare conjugat suferă două diviziuni meiotice și produc patru nuclei haploizi; 3 — trei nuclei de la fiecare conjugat dispar prin resorbție și rămîne numai cîte unul (macronucleul se dezagregă); 4 — fiecare nucleu rămas se divide mitotic formînd nuclei-gameți „masculi” și „femeli”, așa că fiecare conjugat conține acum doi nuclei-gameți haploizi și identici genetic; 5 — un gamet-nucleu de la fiecare conjugat migrează în celălalt, asemenea unui spermatozoid; 6 — fuzionarea gameților-nuclei „masculi” și „femeli” de la tipurile opuse (acest proces constituie o fecundare reciprocă și restaurează starea diploidă în fiecare conjugat); 7 — două celule după conjugare (după G. H. Hale, 1954).

La *metazoarele inferioare*, care au un nivel de organizare simplu în compara-

ție cu clasele mai evoluate (organisme la care nu se poate vorbi de organe), de exemplu la spongieri și la unele celenterate, elementele sexuale sînt răspîndite fără nici un fel de ordine aparentă sub pătura externă a corpului, în mezoglee. Ovulele nu sînt acoperite. Această treaptă de organizare a fost denumită treapta zero, deoarece ea precede atît apariția celei mai simple forme de gonadă, cît și organizarea de foliculi ovarieni.

La spongieri, reproducerea sexuală nu este predominantă. O parte dintre spongieri sînt hermafrodiți. Mulți dintre ei, printre care bureții de apă dulce, sînt unisexuați: unele colonii produc numai ovule iar altele numai spermatozoizi. Celulele sexuale se formează, după cum s-a menționat, în mezoglee, în orice regiune a corpului. Ovulele rămîn în mezogleea spongierului unde sînt fecundate și se dezvoltă apoi pînă la formarea larvelor. Spermatozoizii ies în apă, pătrund împreună cu curenții de apă în coloniile vecine și fecundază ovulele. Din cele prezentate rezultă că la spongieri nu există o gonadă propriu-zisă.

La celenterate, celulele sexuale se formează în anumite părți ale corpului și se acumulează sub forma unor mici umflături între celulele ectodermice și membrana bazală, numite *gonofore*. Gonoforele pot apare ca simpli muguri (geme meduzoide) sau ca saci, numiți *sporosaci* sau *gonosaci*. Gonosacii nu reprezintă încă un organ, ci tendința tuturor gonocitelor de a migra, tendință ce se găsește și la metazoarele celomate. *Gonociții* se diferențiază sincron spre gameți. Adesea, toți gonociții dintr-un gonosac se diferențiază numai spre unul dintre sexe. În gonosac are loc înmulțirea, diferențierea și maturarea ovulelor, fenomene ce se găsesc la toate metazoarele superioare celenteratelor, ca nivel de organizare. Unele hidre au sexele separate: *gonofore femele* (ovule) sau *gonofore masculine* (spermatozoizi). La formele hermafrodite, gonadele masculine și cele femele se formează în locuri diferite: testiculele mai aproape de polul oral, iar ovarele mai aproape de polul aboral. În testicule, se formează un mare număr de spermatozoizi mobili, iar în ovare se maturează numai un singur ovul. Ovulele sînt fecundate în corpul individului matern.

La hidrozoarele superioare (ordinul *Trachilide*), la care cea mai importantă particularitate este lipsa, la majoritatea lor, a generației reprezentate prin polipi, întîlnim, de obicei, numai forme de meduze care se înmulțesc pe cale sexuală. Apare o acumulare de celule reproducătoare în locuri foarte precise ale corpului și anume pe fața ventrală a canalelor radiale sau a buzunarelor gastrale.

Toate tipurile de acumulări de celule reproducătoare întîlnite la celenterate sînt departe de a putea fi numite gonade propriu-zise.

Cea mai simplă gonadă apare la viermii platelminti, la care gonocitele și stroma gonadică iau naștere în parenchim, adică într-un țesut conjunctiv de origine mezodermică.

Aparatul genital la *Platelminte* se caracterizează nu numai prin prezența glandelor genitale, ci și prin prezența conductelor genitale și a părților anexe ale aparatului genital, care servesc la asigurarea ouălor cu substanțe nutritive, la formarea membranelor oului și a coconilor, precum și prin prezența aparatului copulator. În majoritatea lor, viermii lați sînt hermafrodiți.

Formarea gonadei dintr-un element gonocitar și stromă gonadică mezodermală este un proces ce apare constant la toate ființele superioare viermilor platelminti.

„La viermii superiori (anelide), la arahnide, la crustacee, insecte și echinoderme, stroma gonadică mezodermală rezultă în urma unui proces de diverticulizare a celomului. Pe de altă parte, se constată că la animalele amintite gonocitele primordiale iau naștere, mai întii, în afara regiunii gonadice, în zone extracelomice, de unde migrează spre gonadă, pătrunzînd în pereții diverticulului celomic și apoi în lumenul acestuia, pe care-l umple“ (V. Preda, 1968, pag. 15—16).

La *vertebrate*, gonada apare ca un organ complex la care participă gonocitul primordial și o stromă mezodermică, ca și la nevertebratele superioare. Gonada la *vertebrate* este formată din trei zone distincte: *corticala*, *medulara* și *hilul*. La *vertebratele* superioare (spre deosebire de pești) apar gonade diferențiate sexual. Dezvoltarea corticalei determină diferențierea gonadei spre feminitate (va deveni ovar), iar dacă predomină dezvoltarea medularei gonada se va diferenția spre masculinitate (va deveni testicul). Cu alte cuvinte, gonada inițială este nediferențiată sexual sau posedă „ambivalența primordială a sexului“ sau un „hermafroditism potențial“. Gonada femelă apare ca un produs al activității corticalei primordiului, pe cînd gonada masculă ca un produs al medularei primordiului.

Evoluția structurală și funcțională a gonadelor poartă amprenta pregnantă a evoluției filogenetice a întregului organism al metazoarelor. În evoluție apare o corelație pozitivă foarte evidentă între gradul de complexitate a organismului și gradul de organizare a gonadelor. Din acest punct de vedere, V. D. Mîrza (1954), V. D. Mîrza și A. Araței (1972) propun clasificarea gonadelor în trei tipuri, care ar reprezenta, într-o oarecare măsură, trei trepte de evoluție:

Gonade de tip I, gonade de tip primitiv sau gonade difuze se găsesc la metozoarele cele mai primitive care nu au mezoderm,

nici celom și nu au diferențiate încă celulele nervoase. Ele sînt formate din ovocite, care nu au în jurul lor nici un fel de înveliș, de aceea gonada este difuză (de exemplu la unii spongieri). Gonade de tip primitiv se mai găsesc la unele anelide și la echinoderme, care din anumite puncte de vedere se găsesc pe o treaptă superioară.

Gonade de tip II sau gonade de nevertebrat se găsesc la metazoarele mai evolute, la nevertebratele celomate cu celule nervoase diferențiate, ganglioni, nervi, mezoderm bine diferențiat. La gonadele de tip II se observă o împărțire a funcțiilor pe care le îndeplinea în totalitate ovocitul gonadei de tip I. O parte din aceste funcții sînt preluate de celulele de înveliș, de celulele foliculare de natură mezodermică. Prin interacțiune cu ovocitul și cu celelalte țesuturi din gonadă, celulele de înveliș iau un aspect epitelial și formează împreună cu ovocitul un *folicul ovarian*. La insecte, cît și la vertebrate, este evident faptul că celulele de înveliș și ovocitele au o origine comună. La gonadele de tip II cu înveliș continuu, ovocitul este separat de restul țesuturilor gonadei, dar rămîne legat funcțional de aceasta ca și de restul organismului prin epitelul său de înveliș.

Gonade de tip III sau gonade de vertebrat. La vertebrate, paralel cu dezvoltarea sistemului nervos central și cu creșterea în complexitate a întregului organism, apar în corp cîteva organe noi, iar în gonade țesuturi și relații noi. V. D. Mîrza distinge două tipuri de gonade de vertebrat: *gonadele oviparelor* și *gonadele viviparelor*. Trăsătura lor comună este legătura filogenetică (viviparele derivă din ovipare), exprimată prin structura generală comună a celor două tipuri de gonade (corticală, medulară și hil) și prin formarea lor din aceleași elemente gonadice: ovocit, celule foliculare, teacă internă dezvoltată cu celule interstițiale de mai multe tipuri și teacă externă. Un folicul de ovipar se deosebește de unul de vivipar prin faptul că primul mai posedă în ovarul său proprietăți vitelosintetice, pe cînd ultimul își fabrică rezervele sale embriotrofile cu ajutorul celulelor deciduale (corion citogen) din grosimea mucoasei uterine (V. D. Mîrza, 1954).

2.2. FILOGENEZA DIFERENȚIERII SEXELOR LA PLANTE

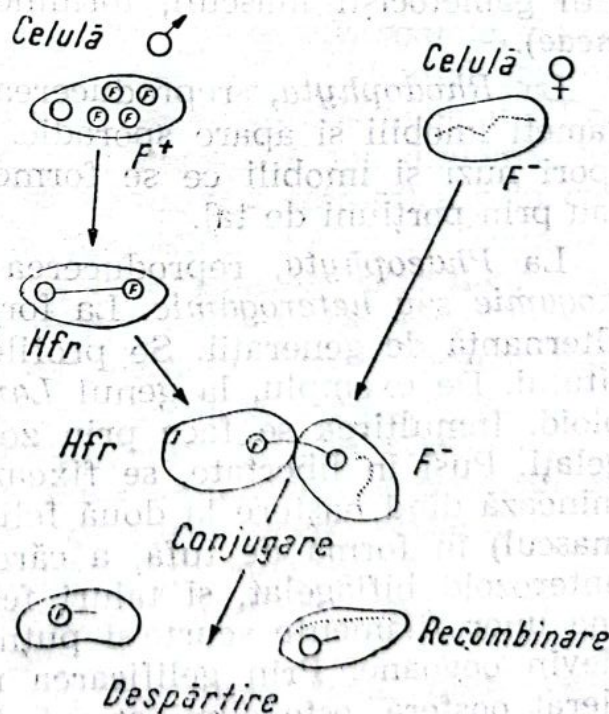
Majoritatea botaniștilor grupează adesea plantele în patru etape de evoluție. În prezentarea etapelor respective se fac referiri în principal la evoluția procesului de diferențiere sexuală.

2.2.1. ETAPA PROTOTHALLOPHYTAE (PROTOCARYOTAE)

Cuprinde cele mai primitive plante, în general cu o organizare foarte simplă, unicelulare, izolate sau în colonii, fără nucleu diferențiat, cu reproducere predominant asexuată, cum sînt cele aparținătoare încrengăturilor *Bacteriophyta* (bacteriile) și *Cyanophyta* (algele albastre).

La bacterii, reproducerea sexuată a fost descoperită relativ recent (în anul 1946) de J. Lederberg și E. L. Tatum la *Escherichia coli*. Ea se realizează între indivizi masculi notați F^+ sau *Hfr* și indivizi femele notați F^- . Conjugarea implică prezența unui epizom numit *factor de fertilitate* (*F*), prezent numai la celulele masculine. Factorul de fertilitate este similar la genuri diferite de bacterii (*Escherichia*, *Salmonella*, *Shigella*, *Serratia* și *Klebsiella*). Conjugarea are două faze: *singamia* (fuziunea citoplasmelor) și *cariogamia* (fuziunea materialului nuclear) și este un proces unidirecțional. Celulele notate cu F^+ și *Hfr* (masculine) sînt celule *donatoare*, iar celulele notate cu F^- (femele) sînt celule *receptoare*. Odată cu transferul factorului *F* de la celula masculă la cea femelă se realizează și un transfer parțial de material genetic din cromozomul bacterian, realizîndu-se astfel o recombinare genică (fig. 2.2.).

În concluzie, sexualitatea la bacterii este determinată de prezența factorului *F* (epizom cu origine necunoscută) format din ADN, adică cu informație genică. Acest tip de sexualitate, controlat genetic epizomal, are un caracter primitiv și este cunoscut sub denumirea de *prosexualitate* sau *parasexualitate*.



2.2.2. ETAPA EUTHALLOPHYTAE (EUCARYOTAE)

Cuprinde plante mai evoluat decît prototalofitele. Aparatul vegetativ are înfățișare talofitică. Ele au o caracteristică esențială și anume prezența nucleului în celulă.

Fig. 2.2. Conjugarea la *Escherichia coli* (după R. P. Wagner și H. K. Mitchell).

După aprecierile lui *H. Fitting* și colab. (1951), distanța dintre plantele fără nucleu și toate grupele următoare ale plantelor cu nucleu este probabil mai mare decât dintre acestea din urmă și animale. În această etapă sînt cuprinse încrengăturile: *Euglenophyta*, (flagelatele verzi), *Pyrrophyta*, *Chrysophyta*, *Rhodophyta* (algele roșii), *Phaeophyta* (algele brune), *Chlorophyta* (algele verzi), *Mycophyta* (ciupercile), *Lichenophyta* (lichenii) ș.a.

Organismele vegetale din încrengătura *Euglenophyta* sînt unicelulare, microscopice, adesea flagelate, autotrofe sau saprofite. Se înmulțesc asexuat prin diviziune longitudinală.

Încrengătura *Pyrrophyta*, care cuprinde alge unicelulare, flagelate sau neflagelate, autotrofe se înmulțește prin diviziune, prin zoospori sau aplanospori, mai rar pe cale sexuală.

Încrengătura *Chrysophyta* cuprinde specii diferite ca formă. Sînt organisme unicelulare sau coloniale, libere sau fixate. Se înmulțesc, în general, asexuat. Reproducerea sexuală apare rar și poate fi o oogamie (heterogamie), anteridiile și oogoaanele (cu cîte o oosferă) fiind gametangii laterale ce se separă prin pereți de restul talului (la clasa *Heterogonatae*), sau o izogamie, cînd copulează doi indivizi după ce și-au îndepărtat tecile, sau o heterogamie cînd unii indivizi devin gametociști femeli, dînd naștere la oosfere, iar alții gametociști masculi, formînd gameți masculi (la clasa *Diatomeae*).

La *Rhodophyta*, reproducerea sexuală este o heterogamie cu gameți imobili și apare sporadic. Înmulțirea obișnuită se face prin spori nuzi și imobili ce se formează cîte 1, 2 sau 4 într-o celulă sau prin porțiuni de tal.

La *Phaeophyta*, reproducerea sexuală nepredominantă este o izogamie sau heterogamie. La formele superioare există o evidentă alternanță de generații. Se profilează deja o predominare a sporofitului. De exemplu, la genul *Laminaria*, planta este sporofitul diploid. Înmulțirea se face prin zoospori haploizi piriformi și biflagelați. Puși în libertate, se fixează de stînci, pierd flagelii și germinează dînd naștere la două feluri de taluri: masculine (gametofitul mascul) în formă de tufă, a căror ultime celule formează cîte un anterozoid biflagelat, și taluri femele (gametofitul femel), de forma unor filamente scurte și puțin ramificate, cu celule lungi care devin oogoaane. Prin gelificarea membranei lor, conținutul, considerat oosferă, este eliminat sub forma unei celule nude, care este fecundată chiar la extremitatea oogonului. Zigotul ce se formează este diploid iar prin germinarea lui se va forma o nouă plantă (sporofitul).

Încrengătura *Chlorophyta* cuprinde plante unicelulare izolate sau în colonii, plante pluricelulare filamentoase simple sau ramificate, membranoase ori în formă de corpi masivi. Reproducerea sexuată este izogamică, heterogamică sau oogamică, ceea ce reprezintă de fapt o reproducere sexuată veritabilă. De pildă, speciile din genul *Spirogyra* (mătasea broaștei) se înmulțesc asexuat sau sexuat prin conjugare. Conjugarea constă în apropierea membranelor a două filamente și formarea între ele a unui canal de copulație prin care conținutul celulei unui filament, cu potențe fiziologice masculine, trece în celula alăturată cu potențe femele și se contopește conținutul celor două celule. În timpul fecundării are loc plasmogamia, iar cariogamia se petrece mai târziu. În fiecare celulă a gametului femel se formează câte un zigot, ce se înconjoară cu o membrană groasă, cade la fundul apei, iar primăvara germinează, avînd loc și reducerea cromatică.

La unele specii din clasa *Charophyceae*, cum este *Chara fragilis*, nu există înmulțire asexuată, ci numai reproducere sexuată, prin oogamie tipică (superioară).

Încrengătura *Mycophyta* cuprinde peste 100.000 de specii foarte variate. Înmulțirea lor se face pe cale vegetativă, asexuată și sexuată. Reproducerea sexuată este foarte variată la ciuperci.

Ea se poate prezenta sub formă de *gametogamie* (izo sau heterogametogamie), cînd fecundarea are loc între gameți liberi, mai mult sau mai puțin mobili (*Archimycetes*), sau *gametangiogamie*, cînd se unesc capete de hife transformate în gametangii, identici sau nu, dar cu potențialități sexuale diferite, ca la ciupercile evoluate. Prin fecundare, ciupercile trec de la faza haploidă la cea diploidă. Fecundarea este urmată întotdeauna de reducerea cromatică prin care se trece de la faza diploidă la cea haploidă. Procesul fecundării prezintă două faze distincte: *plasmogamia* (unirea celor două citoplasme) și *cariogamia* (unirea celor doi nuclei). De obicei, cariogamia urmează imediat după plasmogamie. Uneori, aceste două fenomene apar la o oarecare depărtare în timp, creînd o nouă fază numită *dicariofază* sau *faza binucleată*, cum este la uredinale.

După natura gameților și felul cum se desfășoară procesul sexual se deosebesc mai multe tipuri de reproducere sexuată:

Amphimixia, cînd copulează două celule neînrudite;

Automixia (un caz de autofecundare), cînd fecundează doi nuclei sau două celule înrudite între ele;

Pseudomixia, cînd fecundarea are loc între două celule vegetative;

Apomixia, cînd se dezvoltă embrioni din elemente nefecundate ale sacului embrionar și chiar din celulele nucleei și ale integu-

mentelor. Un exemplu de apomixie este fenomenul de partenogeneză. Rezultatul fecundării este formarea unui zigot (*Zigomycetales*), oospor (*Oomycetales*), ască (*Ascomycetes*), bazidie (*Basidiomycetes*).

În concluzie, privind reproducerea la talofite, precizăm: — Sexualitatea la alge (și ciuperci se prezintă în condiții și cu aspecte morfologice extrem de variate, uneori fiind greu de făcut o delimitare între reproducerea asexuată și reproducerea sexuală, ca și între elementele de reproducere asexuată (spori) și gameți.

— Diversitatea gameților este enormă. Tipurile cele mai simple sînt la algele unicelulare, cum sînt diatomeele, și la drojdia de bere, la ciuperci, unde la un moment dat individul în întregime constituie un gamet. Aceste organisme care se înmulțesc prin simplă diviziune, la un moment dat doi indivizi, în general de origine diferită, se apropie și fuzionează, citoplasmele și nucleii dînd naștere unui zigot care apoi se divide în doi indivizi de aceeași formă ca părinții și care se separă între ei. Este un caz tipic de izogamie.

— Uneori este dificilă distincția între zoosporii unor alge, în sensul rolului lor ca elemente de înmulțire asexuată sau sexuală, cum este cazul la sifonale. Gameții pot fi considerați ca niște derivați ai zoosporilor. La multe alge, cele două formațiuni, zoosporii și gameții, coexistă.

— Fenomenele de izogamie și anizogamie apar frecvent. Anizogamia se manifestă prin diferențe mai mici sau mai mari între gameți, ajungînd pînă la o diferențiere caracteristică unor plante superioare sau animale. De pildă, la carofite (care se reproduc numai sexual), gameții masculi au o formă tipică de anterozoizi care amintesc de briofite, iar fecundarea se prezintă ca la archegoniate. Existența partenogenezei la *Characeae* apropie reproducerea sexuală a acestor alge de cea a unor plante superioare și de cea a animalelor.

— Uneori, în același grup de alge, se găsește toată gama de grade, de la izogamie la anizogamie.

— La ciuperci, forma gameților este deosebită de a celor cunoscute pînă în prezent datorită, în primul rînd, faptului că ei se formează în mediu neapos. Totodată, cele două elemente ce fuzionează în procesul fecundării au fiecare un mare număr de nuclei (nu numai unul) și nu au loc o serie de fuziuni nucleare. Se interpretează că elementele sexuale corespund fiecare unei aglomerări de gameți într-un înveliș comun. Aceasta a determinat ca astfel de formațiuni să nu se numească gameți ci *gametangii*, iar fenomenul poartă numele de *gametangie*.

— La talofite, sexualitatea și afinitatea între gameți au adesea un aspect fiziologic, îndeosebi în cazurile de izogamie mai mult sau

mai puțin perfectă. Cu toate că uneori gameții provin de la același individ sau au aceeași formă, există între ei diferențe fiziologice, două polarități corespunzătoare celor două sexe. De pildă, la *Rhizopus nigricans* și *Phycomyces nitens* sînt două categorii de taluri, care nu se pot deosebi morfologic între ele, dar care sînt diferite fiziologic, ceea ce a făcut pe *Blackeslee* să le designeze prin simbolurile + și —. Oul se formează numai atunci cînd un tal + vine în contact cu un alt tal —. Așadar, talul rezultat dintr-un spor dat are o veritabilă sexualitate. Sporii care iau naștere din același sporangiu dau naștere la taluri cu același semn („sex“).

Tot la talofite apare și fenomenul de *autogamie*, care constă în fuziunea celulelor cu rol de gameți ce derivă din aceeași celulă-mamă, fie imediat (autogamia propriu-zisă), fie prin intermediul unui mic număr de generații celulare (pedogamie).

2.2.3. ETAPA ARCHEGONIATAE

Cuprinde plante care au evoluat de la talul tipic pînă la cormul adevărat, cu organe vegetative (rădăcină, tulpină și frunză) și cu țesuturi bine diferențiate. Protoplastele și anteridii. Archegoniatale sînt reprezentate prin încręgăturile: *Brüophyta* (mușchi), (cu corm primitiv haploid, și *Pteridophyta* (ferigi), plante cu corm. Toate aceste plante au gameți care amintesc, într-o mare măsură, gameții animalii. Gametul femel, echivalent cu ovulul animal, este cunoscut în general sub denumirea de oosferă și este situat în partea ventrală a unui aparat în formă de butelie, numit *archegon*. Oosfera comunică cu exteriorul printr-un canal mai lung sau mai scurt prin care pătrunde gametul mascul pentru a efectua fecundarea.

Gameții masculi, denumiți *anterozoizi*, sînt celule produse de un organ numit *anteridie*. Ei au o constituție ce duce la o analogie cu spermatozoizii animalii. Anterozoizii sînt formațiuni lungi și subțiri, spiralate, cu un nucleu ce reprezintă majoritatea din masa lor. Ei au cili sau flageli, datorită cărora au o mare mobilitate în mediile lichide.

La archegoniate deci, oosfera și anterozoidul sînt gameți diferențiați, așa cum se deosebește ovulul de spermatozoid la animale. Tot la archegoniate s-a constatat, de asemenea, aceeași anizogamie ca la metazoare.

Geneza gameților amintiți prezintă totuși, în raport cu gameții animalii, o diferență ce merită să fie semnalată. La animale, formarea spermatozoizilor sau maturarea ovulului sînt precedate de

două diviziuni celulare (meioza I și II), în urma cărora numărul de cromozomi se reduce la jumătate. La archegoniate, formarea gameților nu are loc în același fel. Plantele din această etapă parcurg un ciclu ce cuprinde două faze distincte, adică două generații alternative. De exemplu la *mușchi*, pe plantă, ce reprezintă *gametofitul* (haploid), se dezvoltă archegoane cu oosfere și anteridii cu anterozoizi. După fecundarea oosferei de către un anterozoid, ea devine o celulă diploidă, celula-ou sau zigotul. Din zigot se dezvoltă un *sporofit* (diploid) ce continuă să trăiască heterotrof pe gametofit și care va da naștere, în urma diviziunii reducionale, biosporilor haploizi. Din biospori se dezvoltă un filament asemănător algelor verzi filamentoase numit *protonemă*, de culoare verde. Pe această protonemă haploidă apare, în urma diviziunii succesive a celulelor, planta propriu-zisă, cu părțile sale caracteristice.

La *ferigi*, care sînt cormofite tipice (corpul vegetativ este un sporofit diferențiat în rădăcini, tulpină și frunze), independente, predomină sporofitul (diploid), ca la plantele cu organizare superioară, și nu gametofitul (haploid) ca la briofite. Sporii haploizi, care se formează în sporangiile de pe partea dorsală a frunzelor, prin germinare formează un corp pluricelular, adică protalul, pe care se dezvoltă archegoanele și anteridiile. Protalul este deci o plantă sexuată purtătoare de gameți, adică un gametofit. Protalele pot fi monoice (produc archegoane și anteridii pe același individ) sau dioice. Oul (zigotul), care apare după fecundare pe protal, formează un embrion din care ia naștere sporofitul, adică planta propriu-zisă, pe care se vor forma sporangi cu spori. La formarea sporilor are loc reducerea cromatică. Reducerea numărului de cromozomi nu are loc în momentul formării gameților, ci cu mult înainte, în momentul ultimelor două diviziuni celulare care, pe sporofit, preced formarea sporilor; aceste diviziuni prezintă particularitățile meiozei. În acest caz, rezultatul meiozei este formarea gametofitului și nu a gameților. Așadar, la mușchi, plantele nu sînt un sporofit ca la ferigi ci un gametofit. Sporofitul nu are o existență independentă; el se dezvoltă pe același gametofit și este redus la un pedicel ce se termină cu o capsulă plină cu spori.

2.2.4. ETAPA SPERMATOPHYTAE (PHANEROGAMAE)

Cuprinde cele mai evolute cormofite. La toate apare un organ nou — sămînța —. Organele de reproducere sexuată sînt adăposite în floare. Gametofitul este foarte redus și închis în organele

sporofitului. Acesta din urmă reprezintă planta însăși. Din această etapă fac parte două încrengături: *Gymnospermatophyta* și *Angiospermatophyta*.

La fanerogame, gameții și modul de formare a lor diferă mult, față de archegoniate și constituie un bun exemplu privind modul cum au evoluat organele de reproducere și funcțiile lor în decursul filogenezei.

Plantele fanerogame au două generații succesive: una asexuată și alta sexuată, dar pe aceeași plantă pe care se formează gameții în flori. Gameții masculi sînt grăunciorii de polen produși în număr considerabil în stamine. Ei nu au o mobilitate proprie, dar pot fi transportați ușor prin vînt, insecte și alți agenți pînă la organul femel. Organul femel, numit oosferă, se găsește la baza pistilului, partea cea mai interioară a florii. Grăunciorii de polen ajunși pe stigmatul pistilului emit o prelungire citoplasmatică, numită tub polenic, care străbate stilul și ajunge pînă la baza pistilului unde se găsește oosfera pe care o fecundează. Deci la fanerogame, gamețul mascul a pierdut orice mobilitate proprie și nu se aseamănă cu tipurile de gameți masculi descrise anterior. Singura analogie cu etapa anterioară este diferența între gametul mascul și femel, adică *anisomia*. În ceea ce privește modul de formare a gameților la fanerogame, există o oarecare asemănare cu modul de formare a gameților la animale, adică reducerea numărului de cromozomi la jumătate are loc imediat înainte de formarea grăunciorilor de polen sau de diferențiere a sacului embrionar.

O altă precizare: grăunciorul de polen nu formează în totalitatea lui gametul mascul. El conține doi nuclei: unul care nu are nici un rol în procesul de fecundare, numit *nucleu vegetativ*, altul, numit *nucleu generativ*, care se divide în doi nuclei-fii, din care unul se unește cu oosfera și formează zigotul, din care rezultă embrionul, iar celălalt se unește cu nucleul sacului embrionar, din care rezultă endospermul ce constituie sursa inițială de hrană a embrionului. Gameții masculi propriu-ziși sînt cei doi nuclei generativi. Ei sînt de fapt niște anterozoizi la care aparatul de locomoție (flagelii) a dispărut datorită condițiilor în care are loc fecundarea la fanerogame. De aceea, grăunciorul de polen este considerat, în general, nu ca un simplu gamet, ci mai bine ca un protal mascul rudimentar care, în loc de a produce un mare număr de anterozoizi, produce numai doi nuclei generativi. Anterozoizii de la archegoniate sînt celule mobile, organizate pentru a se deplasa libere într-un mediu lichid, condiție realizată de modul de vegetație a protalului archegoniatelor. La fanerogame, a căror fecundare are loc în flori aeriene, este exclusă prezența unui mediu apos. Protalul mascul al acestor

plante s-a adaptat la o fecundare în condiții fără apă. Anterozoizii au pierdut treptat proprietatea lor elementară, mobilitatea. Protalul mascul în întregime este transportat către gametul femel de diferite agenți: vânt, insecte etc. Specia *Ginko biloba* demonstrează, prin aparatul mascul, tranziția de la protalul archegoniaterelor la grăunciorul de polen de la fanerogame. Gameții masculi, prevăzuți cu o spirală de cili, înnoată pînă la oosferă printr-un lichid provenit din gelificarea unei părți a nucelei.

Deci, polenul de la fanerogame este un rest de protal mascul și formarea lui este precedată de două diviziuni ca la archegoniate la formarea sporilor. În ciuda tuturor diferențelor, fanerogamele și archegoniaterelor au același aparat generator mascul; gametofitul mascul de la fanerogame nu este altceva decît un aparat rudimentar a archegoniaterelor, care a căpătat forma grăunciorului de polen.

Aparatul sexual femel la fanerogame este, de asemenea, un protal femel care, în evoluția sa, s-a transformat și s-a redus progresiv pînă la formă actuală. La gimnosperme, endospermul primar este protalul femel, care este analoag cu sacul embrionar de la angiosperme. Endospermul primar ia naștere din unul din cei patru microspori care se formează în nucelă (trei se resorb iar al patrulea formează în interiorul nucelei o masă celulară numită endosperm primar). Endospermul primar se deosebește de endospermul secundar, care ia naștere în urma unui proces de fecundare. În acest endosperm primar se formează două sau mai multe archegoane, fiecare cu o oosferă mare însoțită de trei etaje de cîte patru celule mici, ce reprezintă un rest din gîtul archegonului de la strămoșii acestor plante. Gametofitul femel, în loc de a fi o mică plantă independentă, de felul celui de la archegoniate, vegetează pe sporofitul care l-a produs și s-a redus la o masă de celule. Numărul cromozomilor în nucleele celulelor din sacul embrionar este redus la jumătate în raport cu alte celule ale plantei și această reducere are loc în momentul formării sporilor pe sporofit, adică la formarea gametofitului. Aceasta constituie un început al diferențierii endospermului la gimnosperme. Deci și aparatul sexual femel la fanerogame, ca și cel mascul, derivă direct din cel al archegoniaterelor. Urma alternanței de două generații, asexuată și sexuată, sporofită și gametofită, subzistă într-un aparat vegetativ unic care formează ciclul fanerogamelor. Gametofitul s-a redus la un rudiment care a pierdut autonomia și vegetează chiar pe sporofit.

CAPITOLUL III

GAMETII SAU CELULELE SEXUALE

3.1. CARACTERISTICILE GENERALE ALE GAMETILOR

Este bine cunoscut faptul că fiecare organism, datorită „uzării”, sfârșește prin moartea lui. Durata vieții unui individ, indiferent pe ce treaptă a evoluției s-ar afla, este foarte scurtă față de durata speciei din care face parte. De aceea se impune în mod necesar existența la fiecare individ a unui mecanism care, la un moment dat, să asigure continuitatea speciei. Această continuitate se asigură prin fenomenul de reproducere, care poate fi asexuată sau/si sexuată.

Reproducerea asexuată este, în general, caracteristică organismelor mai puțin evoluat, dar nu este exclusă nici la unele organisme superioare.

Reproducerea sexuată presupune, în primul rând, existența unor indivizi de sexe diferite, care produc anumite celule specializate numite *gameți*, *celule sexuale* sau „celule germinale”. Din unirea unui gamet mascul (spermatozoid la animale și spermă la plante) cu unul femel (ovul la animale și oosferă la plante), rezultă *oul* sau *zigotul*. Acesta va da naștere, prin diviziune, unui organism care poate manifesta, într-o măsură mai mare sau mai mică, particularitățile celor doi părinți.

Gametii, indiferent de sex, au în general câteva caracteristici specifice care îi fac să se deosebească de celelalte celule ale aceluiași organism:

— Gametii aparțin așa-zisei „linii germinale” a organismului, care se poate pune în evidență, la unele organisme, în primele stadii ale ontogenezei.

— Ei se pot forma și din celule somatice, ca un mijloc de perfecționare a reproducerii și a modului de transmitere ereditară a caracterelor dobândite apărute în filogeneza și în timpul

— Gameții au evoluție specifică, care duce la formarea unor celule haploide (cu numai jumătate din numărul de cromozomi specifici celorlalte celule ale corpului), datorită procesului de meioză.

— Gameții suferă o diferențiere celulară specială, atât la organisme masculine cât și la organismele femele, ceea ce face să se deosebească de celelalte celule ale organismului de la care au provenit.

— Gameții sînt „totipotenți“, adică au capacitatea de a înregistra, păstra și transmite potențialitatea ereditară a unui organism de la o generație la alta.

— Gameții sînt cele mai complexe celule din punct de vedere biologic, pentru că exprimă în cel mai înalt grad toate caracterele și însușirile ereditare potențiale ale organismului. În gameți se acumulează toată calea parcursă de generațiile precedente.

— Gameții au ca scop final realizarea fenomenului de fecundare, care constă în unirea a doi gameți de sexe diferite și formarea oului sau zigotului. Prin aceasta se restabilește starea diploidă ($2n$) a organismului.

3.2. SEPARAREA GERMENULUI DE SOMĂ

Datorită caracteristicilor gameților, s-a presupus existența în fiecare organism a unei *linii somatice*, formată din majoritatea celulelor corpului unui organism pluricelular, și a unei *linii germinale*, care dă naștere la gameți sau celule sexuale. Așadar, ar fi vorba de o separare a celulelor germinale de celulele somatice încă din primele stadii de dezvoltare ale organismului. Totodată s-a conturat ideea continuității liniei germinale și „imortalitatea potențială a germenului“, o ipoteză foarte mult discutată. Prezența în anumite etape de dezvoltare a unor organisme, a unor celule „predestinate“ a deveni celule sexuale trebuie considerată ca un caz particular.

Din cercetările întreprinse, privitor la separarea de la început a unui organism sau chiar a unor celule în somă și germen, menționăm cîteva din cele mai semnificative.

La organismele unicelulare se subînțelege că este foarte greu să se accepte și să se pună în evidență separarea între germen și somă. Cu toate acestea, la unele organisme unicelulare mai evolute, cum este parameciul, se pot pune în evidență începuturile segregării în somă și germen. Parameciul are doi nuclei cu structură și funcții diferite: *macronucleul* cu rol trofic și *micronucleul*, care intervine numai în momentul reproducerii sexuate sau al conjugării. Conju-

garea este un fel de fecundare reciprocă în care intervine numai micronucleul. În acest caz și al altor infuzori ciliați, micronucleul poate fi considerat ca germen.

La insecte, și anume la diptere, separarea germenului de somă se manifestă de timpuriu, în ou, prin prezența unui *determinant germinal* citoplasmatic (nu nuclear), care se găsește la polul posterior al oului numit *plasmă polară* (o zonă formată din granulații care se colorează intens). Nucleul oului fecundat, la început, se divide de mai multe ori, fără a forma noi celule; adică apare o celulă cu mai mulți nuclei. La un moment dat, unul sau mai mulți din nucleii formați migrează către plasma polară și pătrund în interiorul ei. Această zonă specială se separă apoi de restul celulei-ou printr-o membrană și formează *celula polară* sau *celula germinală primordială* (fig. 3.1). Prin urmare, oul inițial se separă în două regiuni: una anterioară corespunzătoare somei și alta posterioară, care este germenul din care vor lua naștere apoi toate celulele germinative. Când, prin anumite metode, se elimină plasma polară a oului, oul respectiv va da naștere la larve lipsite de celule reproducătoare.

La vertebrate, observațiile făcute la toate clasele au pus în evidență existența celulelor germinale primordiale și faptul că ele sînt sursa celulelor reproducătoare.

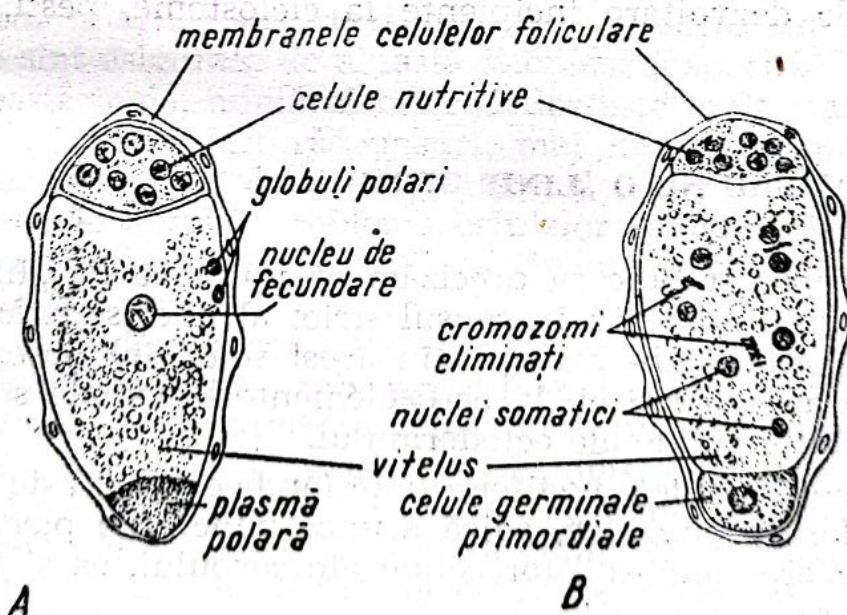


Fig. 3.1. Segregarea precoce a somei de germen la insecte (ou de la musca *M. domestica*): A — ou fecundat; B — ou după primele trei diviziuni ale nucleului fecundat. Unul din cei 8 nuclei a migrat în plasma polară (după Hegner).

De exemplu, la păsări, celulele germinale se găsesc în blastoderma oului de pasăre neincubat (D. Simon, 1960). Ele se grupează într-o zonă limitată numită **corn germinal** (deoarece are înfățișarea unei semilune), care se găsește înaintea regiunii unde se va forma embrionul, către sfârșitul primei zile de incubatie (fig. 3.2). Gonocitele primordiale, în stadiul de o zi și jumătate de incubatie, părăsesc regiunea cornului germinal și se orientează către zona viitoarelor glande genitale. Această migrație, care durează de la 15 la 20 de ore, se încheie la începutul celei de a treia zi de incubatie. Distrugerea cornului germinal prin extirpare sau iradiere locală cu raze X duce la sterilitatea embrionului.

Celule germinale primordiale au fost identificate, de asemenea, în stadiile de dezvoltare incipiente la ciclostome, pești, reptile și mamifere.

3.3. EXISTA SAU NU O „LINIE GERMINALA“?

De la început trebuie să precizăm că noțiunea de „linie germinală“ nu trebuie înțeleasă în sensul strict al unei separări absolute a somei de germen. Un exemplu în acest sens sînt observațiile lui Brien (1951) asupra hidrei, la care elementele sexuale se formează din celulele interstițiale ale ectodermului.

La spongieri, celulele nediferențiate (archeocitele) asigură formarea așa-ziselor „propagule“, adică a unor puncte de plecare pentru reproducerea asexuată, a altor celule ale corpului, ca și a celulelor reproducătoare.

La planarii, sînt anumite celule, numite *neoblaste*, care asigură regenerarea foarte intensă a acestui animal. Aceleași neoblaste sînt capabile să refacă elementele sexuale, dacă acestea au fost distruse prin raze X.

Un caz de regenerare germinală foarte caracteristic este cel observat la limax (*Arion rufus*). După îndepărtarea pe cale chirurgicală a gonadelor, acestea s-au regenerat dintr-o zonă somatică numită *canalul hermafrodit*. Gonadele s-au regenerat chiar și în cazul cînd animalul castrat a fost iradiat puternic cu raze X.

Din prezentarea celor patru exemple, rezultă că regenerarea elementelor germinale poate avea loc și în lipsa unei segregări timpurii a somei de germen, cît și din celule somatice. Anumite celule, numite multipotente, asigură regenerarea unei părți a individului prin reproducerea asexuată sau se pot diferenția mai tîrziu în celule sexuale.

Dacă ideea împărțirii organismului în somă și germen pare convingătoare în unele cazuri, ea nu poate fi admisă pentru toate metazoarele și nu este valabilă pentru plante.

Diferențierea germenului de somă trebuie privită ca și orice diferențiere histologică în cadrul unui organism. Problema care se pune este stabilirea factorilor fizici și chimici care condiționează diferențierea unui țesut, pornind de la o regiune încă embrionară. De asemenea, trebuie răspuns la întrebările: — de ce o celulă devine mai devreme sau mai tîrziu un gonocit? — care sînt factorii care angajează o celulă într-o lungă perioadă de diviziune mitotică și apoi într-o diviziune meiotică (reducerea la jumătate a numărului de cromozomi din unele celule)? — în ce măsură nucleul ovulului participă la formarea plasmii germinative? — în ce măsură comportamentul mitotic, atît de specific, și citodiferențierea celulelor germinale sînt asigurate de această citoplasmă specială?

Pe această temă, numărul întrebărilor este mult mai mare. Unele din întrebări au primit răspunsuri, mai mult sau mai puțin convingătoare. De aceea, problema diferențierii organismului în somă și germen și în special problema celulelor sexuale rămîne una dintre cele mai interesante și mai captivante probleme ale biologiei și în special ale geneticii.

Avînd în vedere diversitatea gametilor femeli și masculi, atît la animale cît și la plante, sub aspectul morfologiei, structurii și modului de formare și maturare a lor, vom încerca să descriem aceste formațiuni după o schemă general valabilă, în principal, pentru organisme evoluat. Cîteva referiri la problema pe care o discutăm în acest capitol s-au făcut și în capitolul II, unde s-a prezentat filogeneza sexualizării la principalele categorii de animale și plante pe diferite trepte ale evoluției lumii vii.

Se subînțelege deci că multe aspecte vor rămîne deoparte, nu fiindcă nu prezintă importanța cuvenită, ci pentru că tratarea lor ne-ar îndepărta de la obiectul principal al acestei lucrări.

3.4. GAMEȚII LA ANIMALE

Reproducerea sexuată la animale presupune existența unor gameți de sexe diferite. Acest mod de reproducere este mult mai răspândit în lumea animală decât la plante și se observă la toate metazoarele și la majoritatea animalelor monocelulare. Referindu-ne la reproducerea și înmulțirea sexuată la metazoare vom descrie gametul femel numit *ovul* și gametul mascul numit *spermatozoid*, precum și fenomenul de *gametogeneză*, adică formarea și maturarea celor două tipuri de gameți.

3.4.1. MORFOLOGIA, STRUCTURA ȘI BIOLOGIA OVULULUI

Morfologia și structura ovulului. Ovulul este o celulă, de cele mai multe ori sferică sau de formă ovală, mai mult sau mai puțin alungită. Conține o mare cantitate de citoplasmă în care se găsește nucleul în formă de veziculă (fig. 3.3).

Mărimea ovulelor este variabilă. Ea nu este determinată de mărimea speciei de la care provine ci de cantitatea de vitelus pe care o conține, care la rândul ei este condiționată de modul de înmulțire și de condițiile de dezvoltare ale ovulului. Ovulele sărace în vitelus au un diametru de circa o zecime dintr-un milimetru; cele cu un conținut mediu de vitelus ajung la un milimetru, pentru ca ovulele bogate în vitelus să ajungă pînă la un centimetru. În general, ovulele sînt considerate printre cele mai mari celule din organism.

Ceea ce este important la păsări este nu numai volumul mare a gametului femel ci și cantitatea de substanță de rezervă pe care o

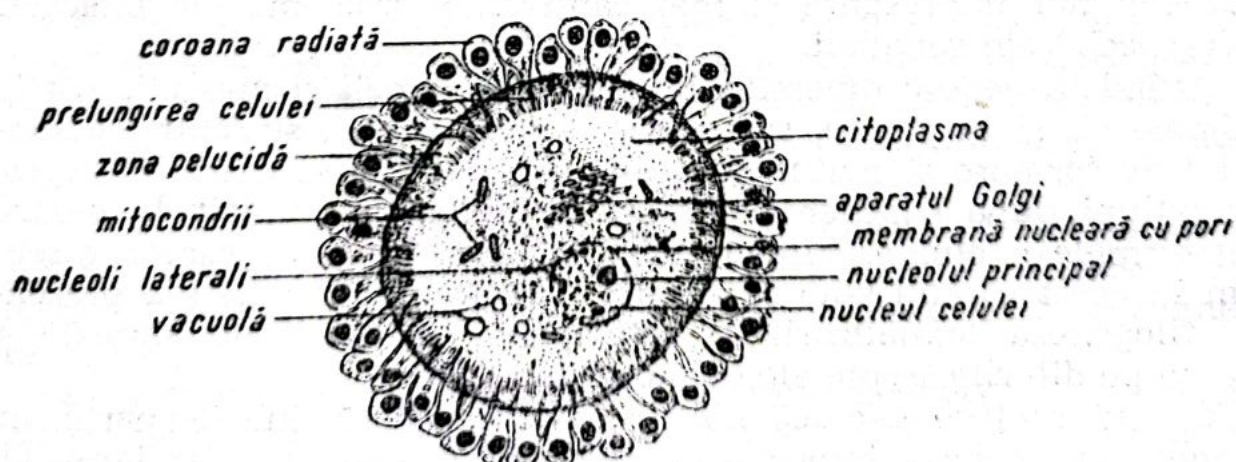


Fig. 3.3. Ovul uman dintr-un folicul în maturizare.

acumulează un individ, luînd în considerare numărul de ouă ce le depune în raport cu greutatea corporală. De exemplu, o găină cu o greutate de circa 2,5 kg poate produce 200 de ouă într-un an. Dacă socotim greutatea unui ou de 55 grame înseamnă că greutatea ouălor este de circa 11 kg, adică de patru ori greutatea unei găini.

Vitelusul reprezintă o serie de substanțe nutritive de rezervă care se acumulează în citoplasma ovocitului de ordinul întâi, în perioada denumită „creșterea mare a oocitelor“. Ele apar sub formă de sfere, globule, plachete viteline etc. Natura chimică a vitelului este fosfoproteică. Procesul de elaborare a vitelului se numește *vitelogeneză*. La mamifere, ovulele sînt mici, cu foarte puțin vitel, pentru că dezvoltarea ovulului are loc în interiorul organismului matern și embrionul în dezvoltare se hrănește pe seama corpului matern. Ovule mici se găsesc și la multe nevertebrate (de exemplu la mulți viermi), cu toate că dezvoltarea lor are loc în afara corpului matern. Aceasta se explică prin faptul că la aceste animale dezvoltarea embrionului în ou durează puțin, iar din ou iese o larvă cu o organizare inferioară și nu un animal deplin format. În toate cazurile asemănătoare, cînd cantitatea de vitel este mică, el este repartizat uniform în protoplasma ovulului, iar nucleul ocupă o poziție aproape centrală. Astfel de ovule se numesc ovule *homolecite*. (În figura 3.4. sînt prezentate principalele tipuri de ovule).

Cînd din ou ies larve superior organizate sau chiar animale tinere deplin formate, ovulele au dimensiuni mai mari datorită unei mari cantități de vitel. În acest caz, vitelul nutritiv se concentrează la un pol al ovulului, numit *pol vegetativ* sau *nutritiv*, iar nucleul este deplasat spre polul opus, numit *pol animal* sau *generativ*. Astfel de ovule se găsesc la grupe foarte diferite de animale

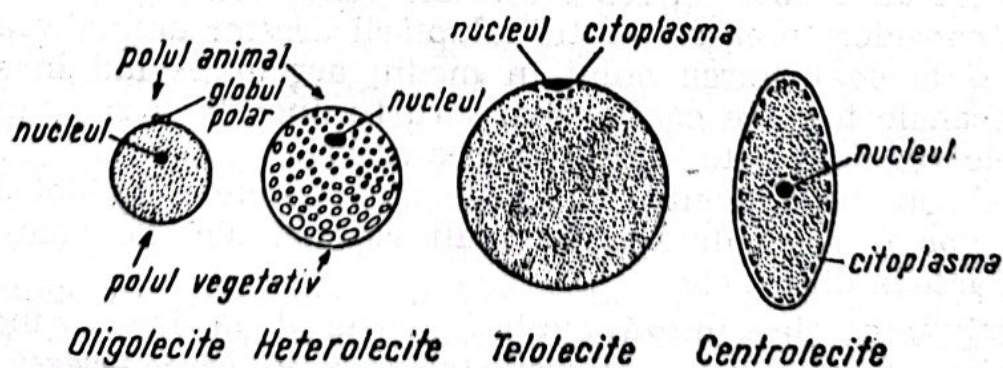


Fig. 3.4. Prezentarea schematică a principalelor tipuri de ovule (după Ch. Houillon, 1967).

(amfibieni, pești, reptile, cefalopode) și se numesc *ovule telolecite*. Un exemplu tipic de ovule telolecite este la oul de pasăre, în care ovulului propriu-zis îi corespunde gălbenușul. În oul depus de pasăre, la polul animal se găsește discul germinativ din care se dezvoltă embrionul. Aceasta este o dovadă că oul depus a parcurs deja primele stadii de dezvoltare embrionară încă în corpul păsării. Unele ovule foarte bogate în vitelus, cum sînt la multe artropode, crustacee și la toate insectele, au vitelusul repartizat mai regulat și anume în majoritatea spațiului din oul. În acest caz, nucleul este situat aproximativ în mijlocul ovulului, acoperit cu un strat subțire de protoplasmă, care comunică cu plasma ce înconjoară nucleul prin niște fire subțiri de protoplasmă. Astfel de ovule se numesc *ovule centrolecite*.

Ovulul este acoperit la exterior de membrane, care după originea lor se pot împărți în membrane *primare*, *secundare* și *tertiare*.

Membrana primară, numită și *membrană vitelină*, constituie membrana celulară proprie, însăși plasmalema celulei sexuale femele, cu o anumită structură submicroscopică. În majoritatea cazurilor, ea este subțire, sub un micron grosime. La gălbenușul oului de găină, membrana vitelină se observă foarte bine. La teleosteeni, membrana primară este destul de groasă și străbătută de canicule fine dispuse radial, prin care se face schimbul de substanțe cu mediul ambiant. Această membrană se numește *membrană radială*.

Membrana secundară, numită și *oolemă*, *corion* sau *membrană pellucidă*, este secretată de celulele foliculare ale ovarului care înconjoară ovulul. La amfibieni este subțire și lipită intim de membrana primară, pe cînd la mamiferele placentare există între ele un spațiu îngust.

Membranele terciare, care au de obicei și ele un rol protector, sînt secretate de glande speciale, situate în peretele tractusului femel. Ele nu au numai un rol protector, pentru că la reptile și păsări sînt considerate ca rezultatul adaptării acestor animale la viața terestră și la dezvoltarea oului în mediu aerian. Avînd în vedere că membranele terciare conțin apă, săruri minerale și substanțe organice, ele vor fi folosite în dezvoltarea embrionului.

Biologia ovulului. Pentru că multe din aspectele de biologie ale ovulului vor fi prezentate într-un alt capitol, aici ne vom referi la numai cîteva dintre ele.

În activitatea de sinteză ovulară există două faze principale:

— Prima fază corespunde *previtelogenezei*, caracterizată printr-o sinteză rapidă a acizilor nucleici, formarea mitocondriilor, a aparatului Golgi și a ergastoplasmei, celulele foliculare sînt puțin

diferențiate și joacă un rol minim. Întreaga activitate de sinteză se realizează la nivelul ovocitului, când ia din mediul ambiant compuși chimici simpli.

— A doua fază coincide cu *vitelogeneza*, când se sintetizează lipidele și fosfolipidele, apoi proteinele și fosfoproteinele. Organitele citoplasmatică, formate în timpul previtelogenezei cu propriile lor sisteme enzimatice, se localizează la periferia ovocitului. Activitatea metabolică a nucleolilor se diminuează, în timp ce celulele foliculare dau gametului femel substanțe semielaborate. La mamifere, unde ovulul conține foarte puțin vitelus, activitatea metabolică are loc aproape exclusiv la nivelul foliculului.

— La ovulele foarte bogate în vitelus apare și o a treia fază, care constă în dispariția organitelor celulare sau încetarea activității lor metabolice și degradarea celulelor foliculare. Concomitent se acumulează, în câteva zile, mari cantități de vitelus care apar la periferia ovocitului. Deci, substanțele de rezervă sînt sintetizate în organismul matern, dar în afară de ovar. Ficatul este considerat ca principalul organ de elaborare a vitelului la păsări.

Cantitatea de ADN din nucleul ovocitar nu variază pe parcursul ovogenezei. Nucleul ovocitelor tinere conține de două ori mai mult ADN decît celulele somatice și de patru ori decît spermatozoidul.

Replicarea ADN are loc foarte devreme (în timpul premeiozei), dar trei pătrimi din această substanță se elimină cu globulii polari (primari și secundari).

Citoplasma oului matur de la anumite animale (nematozi, amfibieni, ursin) conține o mare cantitate de ADN. Această substanță se va utiliza după fecundare în timpul diviziunilor foarte rapide ce urmează. Cantitatea corespunde, în acest caz, cu ADN nuclear de la 3900—25 000 celule diploide.

Supraviețuirea ovulului nefecundat este totdeauna limitată și este condiționată de felul în care se face fecundarea lui: în interiorul căilor genitale femele sau în exterior. La animalele acvatice, supraviețuirea ovulelor este de la câteva secunde la câteva minute, atingînd un maxim de trei pînă la patru ore la ascidie. În contact cu apa, ovulele suferă niște modificări structurale care împiedică efectuarea fecundării. Printr-o diminuare ușoară a pH sau a conținutului în calciu a apei, se permite o prelungire a perioadei de fecundare a ovulelor animalelor marine.

Ovulele de ursin nefecundate supraviețuiesc de cinci ori mai mult în apă de mare sterilă. La unii pești, reptile și păsări, la care spermatozoidii pătrund în regiunea superioară a oviductelor, fecundarea are loc în minutele ce urmează ovulației. La somon și la cei mai mulți pești, ovulele nefecundate rezistă 15—20 de minute după

ce au fost depuse în apă. Supraviețuirea ovulelor de mamifere după ovulație variază foarte mult: 2—4 ore la iapă și iepuroaică, 4—8 ore la șoareci, 4—5 zile și chiar o săptămână la ciine.

Numărul de gameți femeli (ovule) este în general cu mult mai mic decât al celor de sex mascul, în cadrul aceleiași specii. Uneori însă, la unele specii, numărul ovulelor este considerabil de mare. De exemplu la ascaris, femela depune aproximativ 60 milioane de ouă pe an, peștii marini depun de ordinul mai multor milioane de ouă într-un sezon de pontă. Ovarul unei păsări femele conține în jur de 100.000 de ovocite. Cu toate acestea, numărul de ouă nu depășește 1000 pentru o rasă selecționată de găini; restul ovocitelor se resorb la nivelul ovarului.

La specia umană, cele două ovare ale unei fete nou-născute conțin mai multe sute de milioane de ovocite. Dintre acestea numai o foarte mică parte (400—500) se vor dezvolta în folicule, în perioada de la pubertate până la menopauză.

Producerea de ovule este în funcție de condițiile în care sînt depuse. De exemplu, peștii maritimi depun mult mai multe ouă decât cei din apă dulce și decât amfibienii, pentru că șansa de supraviețuire a ouălor este mai mare în râuri, lacuri, decât în mare. La mamifere, datorită aparatului placentar, se emite adesea numai un ovul la fiecare ciclu de reproducere.

3.4.2. OVOGENEZA SAU FORMAREA OVULELOR

Procesul de formare a ovulelor este diferit, la diverse animale, de aceea vom descrie în principal ovogeneza la mamifere. Ovogeneza are loc în glanda sexuală numită ovar și anume în formațiunile histologice numite *foliculi ovarieni* sau *foliculii lui de Graaf*. La mamifere, prima perioadă a dezvoltării celulelor sexuale are loc în ovarul embrionului și al fătului.

Fiecare ovul se dezvoltă dintr-o celulă germinală inițială tină, numită *ovogon*. Prin diviziunea mitotică, din ovogonul inițial rezultă mai multe *ovogonii*. Urmează o perioadă de creștere în care se formează celule mai mari numite *ovocite de ordinul întâi*. În această etapă au loc modificări profunde atât în citoplasmă cât și în nucleu. Citoplasma crește în volum, iar nucleul este împins către exterior, datorită elaborării și acumulării în citoplasma ovocitului de ordinul întâi a unor substanțe complexe denumite *vitelus*, pe seama cărora se va realiza dezvoltarea.

În nucleu apar fenomene caracteristice profazei meiozei, care rămân în această fază pe toată perioada de creștere a ovocitului și a foliculului.

După perioada de creștere, care adesea este foarte lungă, ovocitul de ordinul întâi suferă prima diviziune meiotică (de maturare) și dă naștere la două celule haploide inegale ca mărime: una foarte mare, care păstrează cea mai mare parte din citoplasmă împreună cu vitelusul, numită *ovocit secundar*, și una foarte mică, cu puțină citoplasmă, fără vitelus, numită *globul polar* sau *primul globul polar*.

Ambele celule rezultate sînt echivalente ca material nuclear, respectiv informație genetică. La scurt timp după această diviziune urmează a doua diviziune meiotică, în urma căreia din ovocitul de ordinul doi rezultă, de asemenea, două celule inegale ca mărime și anume: o *ovoidă* enormă, sau *ovulul*, cu cea mai mare parte din citoplasmă, și un *al doilea globul polar* mic cu resturi de citoplasmă. Ambele celule sînt tot haploide. Globulii polari de ambele ordine, de obicei, se resorb în țesuturile ovariene. La unele specii este posibil ca primul globul polar să sufere o diviziune mitotică și să formeze alți doi globuli polari. Globulii polari nu participă la celelalte procese reproductive. Deci, în urma celor două diviziuni meiotice rezultă patru celule haploide, dintre care numai una este funcțională și anume aceea care a inclus cea mai mare parte din citoplasmă și tot vitelusul.

Celulele germinale tinere, ovogoniile, inițial sînt nude. Odată cu instalarea perioadei de creștere, fiecare ovocit tînăr se înconjoară în interiorul ovarului cu un strat de celule ale epiteliului folicular, care formează o veziculă numită *foliculul lui de Graaf*. Pătura unistratificată în care se află ovulul devine treptat pluristratificată, cantitatea veziculei se mărește și în ea se acumulează o mare cantitate de lichid secretat de celulele epiteliului folicular, care conține hormoni estrogeni, cunoscuți sub numele de *foliculină*. Foliculina acționează asupra întregului organism: provoacă apariția și menținerea caracterelor sexuale secundare și influențează dezvoltarea tractusului genital femel și a glandelor mamare. Cînd foliculul devine matur și s-a încheiat procesul de vitelogeneză, peretele foliculului (sau a foliculilor) se rupe în partea lui cea mai subțire și conținutul lui — lichidul cavității foliculare — este eliminat împreună cu ovulul în pavilionul trompei, de unde, prin trompă, ajunge în cavitatea uterină. Acest fenomen se numește *ovulație*.

Numărul foliculilor maturi poate fi, la ungulate și la primatele superioare, de obicei, numai cîte unul, pe cînd la porcine, la roză-

toare, la animalele răpitoare ș.a. se maturizează concomitent mai mulți foliuli de Graaf.

La mamifere și la alte câteva specii de animale pier multe ovule neajunse la maturare (ovocite) în diferite stadii de dezvoltare. Se știe că mamiferele provin din strămoși care depuneau deodată un mare număr de ouă, ca amfibienii, anurii și urodelii actuali. Datorită evoluției, la mamifere s-a ajuns la o scădere a numărului de ovule mature. De exemplu la om, în fiecare ovar de fetiță nou-născută se găsesc de la 100.000 la 200.000 de foliuli ovarieni, pentru ca din aceștia să se matureze și să se elimine, de obicei, mai puțin de 500 de ovule din ambele ovare.

3.4.3. MORFOLOGIA, STRUCTURA ȘI BIOLOGIA SPERMATOZOIDULUI

Morfologia și structura spermatozoidelor se deosebesc mult de cele ale ovulelor. Spermatozoidii sînt celule foarte mici (3—10 microni), nu au vitelus, au o cantitate mică de citoplasmă, sînt celule mult mai specializate, într-un număr foarte mare și dispun de mobilitate, în timp ce ovulele sînt inerte. Forma, dimensiunile și unele detalii de structură sînt foarte variate și constituie caractere de specie (fig. 3.5). La marea majoritate a nevertebratelor și la

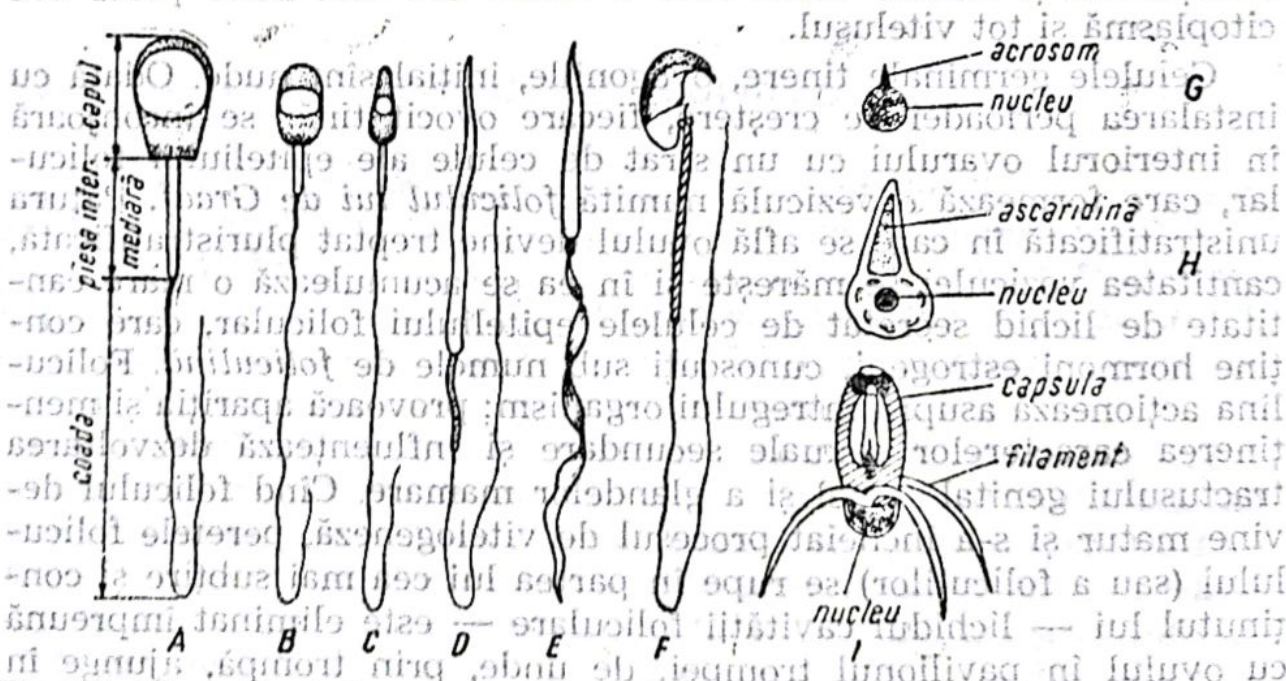


Fig. 3.5. Cîteva tipuri de spermatozoizi : A — taur (capul: 8 μ lungime, 4 μ lățime 1 μ grosime; piesa intermediară: 10 μ lungime, 1,5 μ diametru; coada: 50 μ lungime 0,8 μ diametru); B și C — om (văzut din față și lateral); D — broască; E — broască-rîioasă; F — șoarece; G — termită; H — limbric; I — homar.

toate speciile cordatelor, spermatozoizii sînt de formă alungită cu o codiță în formă de flagel. Spermatozoizi neflagelați s-au observat numai la nematode, la unii crustacei și miriapode. La un spermatozoid se disting, în general, trei părți: capul, piesa intermediară și coada.

Pentru exemplificare poate fi prezentată morfologia și structura spermatozoidului uman, pe baza studiilor făcute cu ajutorul microscopului electronic (fig. 3.6.). Spermatozoidul uman este flagelat și are o lungime de 60—70 micrometri. Este format din cap, lung de 5 micrometri, o *piesă intermediară* sau mijlocie de 10 micrometri și *coada* lungă de 50—60 micrometri. Capul este puțin turtit, piriform, cu baza mai groasă și partea anterioară mai subțire. Ca orice celulă, spermatozoidul este învelit în plasmalemă, conține un nucleu care se găsește în cap și o cantitate mică de citoplasmă. Nucleul este acoperit, în jumătatea anterioară, de *scufia cefalică* sau *vezicula acrozomică*. Partea din vezicula acrozomică ce conține materialul acrozomic se găsește într-o invaginare în partea anterioară a nucleului. Sub polul posterior al nucleului se găsește piesa intermediară, formată dintr-un teanc de circa 15 discuri găurite, a căror origine și semnificație nu sînt cunoscute. În citoplasma din interiorul teancului de discuri găurite se găsește un centriol tipic care a generat filamentul axial. Pe toată lungimea piesei intermediare, în jurul teancului de discuri găurite și a porțiunii proximale a filamentului axial, sînt dispuse în spirală mitocondriile. Filamentul axial pornește de la ultimul disc găurit și se întinde pînă la extremitatea cozii spermatozoidului. El este format dintr-o dubletă centrală, 9 dublete de tubușoare periferice, întinse alipite și, în plus, în afara fiecărei dublete periferice există cîte o protofibrilă omogenă, groasă, cu contur triunghiular în secțiune transversală. În coadă, filamentul axial este învelit într-o teacă, formată din protofibrile în spirală care se opresc la oarecare distanță de capătul liber al cozii, în care ajunge numai filamentul axial, format din dubleta centrală și cele două dublete periferice (după I. Steopoe, 1967).

Dimensiunile spermatozoizilor variază, la mamifere, între 40 și 250 micrometri. Mărimea spermatozoizilor nu este întotdeauna determinată de mărimea mamiferului. De pildă, spermatozoizii de la balenă sau elefant sînt mai mici decît ai celui mai mic rozător; la om sînt mai mici decît ai cîinelui.

Volumul gametilor masculi este foarte mic, comparativ cu volumul gametilor femeli. De exemplu, volumul spermatozoidului la taur este de circa 30 micrometri cubi, ceea ce reprezintă numai douăzeci de miimi din greutatea ovulului de la vacă.

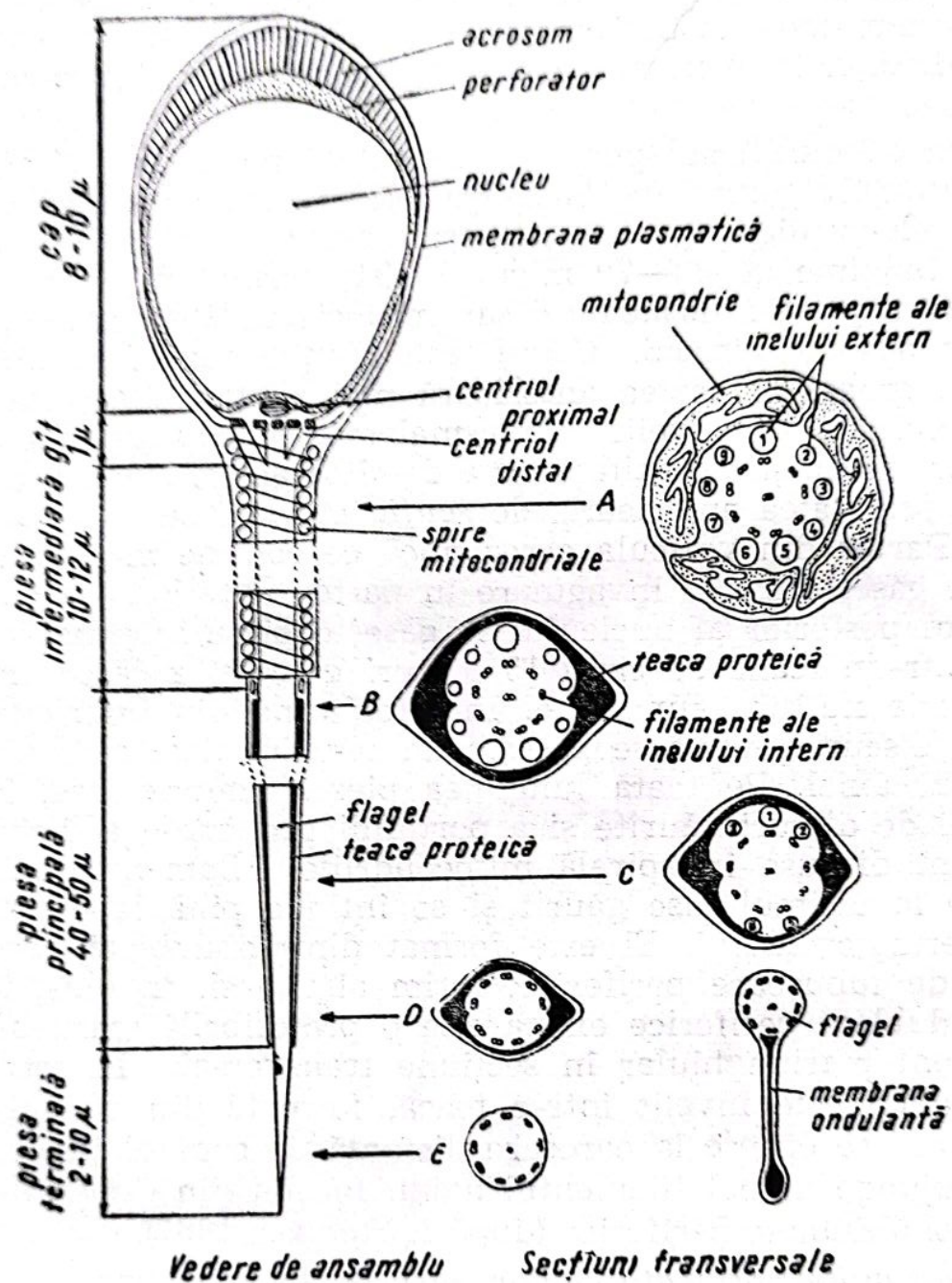


Fig. 3.6. Reprezentarea schematică a ultrastructurii unui spermatozoid de mamifer. Figura din stînga este o vedere generală de ansamblu; figurile din dreapta reprezintă secțiuni transversale la diferite nivele indicate prin săgeți. A — piesa intermediară; B — începutul piesei principale a flagelului; C — regiunea mijlocie a piesei principale; D — E — piesa terminală a flagelului; F — regiunea mijlocie a flagelului unui spermatozoid de broască-râioasă (după G. A. Schmidt, 1953).

Spermatozoizii de la termite se pare a fi cei mai mici ($1,5\mu$), în timp ce la anumiți crustacei, cum este cazul speciei *Pontocypris montrosa* (care nu măsoară mai mult de $0,6\text{ mm}$), spermatozoizii ajung pînă la 6 mm . La o altă specie australiană, *Cypris sydneya*, lungimea gametului mascul ajunge la 10 mm . Datorită unui flagel atît de lung, acest spermatozoid uriaș se mișcă foarte încet și ca să pătrundă în ovul trebuie să se răsucească de trei-patru ori în jurul lui.

Uneori, spermatozoizii diferă în cadrul aceleiași specii. De exemplu, s-a observat o diferență de culoare între spermatozoizii de la iepurele alb și iepurele negru. La acesta din urmă, coiful posterior și piesa intermediară apar pigmentate în negru, ceea ce nu s-a pus în evidență la spermatozoizii proveniți de la iepurii albi.

Numărul spermatozoizilor este foarte mare în comparație cu numărul ovulelor produse de același individ. De pildă, într-un ejaculat uman (în $3\text{--}4\text{ cm}^3$ de lichid spermatic) se găsesc între 200 și 400 de milioane de spermatozoizi. Reproducătorii masculi fertili din fermele de animale produc de la 800 de milioane pînă la 20.000 milioane de spermatozoizi la o ejaculare.

Producția de spermatozoizi este variabilă. S-a calculat, de exemplu, că un gram de testicul de taur produce aproape 3 milioane de spermatozoizi pe zi, iar iepurele 14 milioane. La iepure, producția de gameți masculi a celor două gonade este de 80.000 pe minut.

Biologia spermatozoizilor este foarte interesantă. Dintre multiplele aspecte vom prezenta numai cîteva:

— Maturarea spermatozoizilor are loc în căile genitale masculine, datorită secrețiilor ce apar pe aceste căi. La animalele marine, celulele masculine nu devin mature decît atunci cînd ajung în contact cu apa mării. Se pare că este necesar un echilibru ionic la maturarea spermatozoizilor de la aceste animale.

— Spermatozoizii devin mobili numai după ieșirea lor din epididim. Viteza de deplasare este de circa 9 cicluri de ondulații pe secundă, la temperatura de 37°C . La fiecare ciclu, spermatozoidul este propulsat înainte cu 8μ . De exemplu, spermatozoidul de taur se deplasează cu o lungime pe secundă, iar la om avansează cu $35\text{--}50\mu$ pe secundă, la temperatura de 37°C . Spermatozoizii sînt ajutați, stimulați în deplasarea lor atît de lichidul spermatic în care plutesc cît și de secrețiile tractului genital feminin. La om, distanța de aproximativ 20 cm pînă la ovar este parcursă în circa două ore. Cei mai mulți dintre spermatozoizii porniți la drum dispar pe parcurs, numărul lor reducîndu-se la aproximativ 300—500, dintre care numai unul va fecunda ovulul, ceilalți, suferind un pro-

ces de descompunere chimică, vor fi absorbiți de celulele tractului genital feminin. — Mobilitatea și fecunditatea la anumite animale, de exemplu la taurine, sînt în concordanță. La alte specii, spermatozoizii păstrează timp îndelungat mobilitatea și pierd repede fecunditatea. La altele, din contră, spermatozoizii pot fecunda și după ce și-au pierdut mobilitatea.

— Mobilitatea spermatozoizilor este activată de oxigen și diminuată de CO_2 . Într-un mediu acid ei mor mai repede, așa cum se întîmplă în vagin la femeie, unde lichidul vaginal are reacție acidă și spermatozoizii nu rezistă mai mult de două ore. În schimb, în uter și în trompe, unde se secretă un lichid alcalin, spermatozoizii pot supraviețui de la 5 la 8 zile.

— Distanța pe care o parcurg este foarte diferită: de la 3 m la cobai, 6 m la om, pînă la 40 m la taur.

— Durata de supraviețuire a spermatozoizilor în tractul genital femel este variabilă, în funcție de specie. Întotdeauna viabilitatea spermatozoizilor este mai mare decît atunci cînd se găsesc în afara organismului. De exemplu la insecte, spermatozoizii sînt depuși într-o formațiune specială numită *receptacol seminal* sau *spermatecă*. Ouăle se fecundază în momentul trecerii în oviduct. Matca la albine constituie un exemplu clasic: este fecundată în timpul zborului nupțial iar spermatozoizii își păstrează capacitatea de fecundare timp de 2—3 ani. La peștele vivipar *Lebistes reticulatus*, gameții masculi supraviețuiesc 4 luni în oviduct și în criptele vecine ovarului. În cazul tritonului și a salamandreii, spermatozoizii, localizați în papilele clocale ale femeiei, asigură fecundarea timp de mai multe luni. La unele reptile, spermatozoizii pot supraviețui cîteva ani în oviductele femelelor. Viabilitatea spermatozoizilor în interiorul canalelor sexuale femeiești la om este de 5—8 zile, la cîine de 2 zile, la oaie este de 30—36 ore, la vitele cornute mari, de 25—30 de ore, la iepurele de casă, 8—12 ore, iar la liliac, spermatozoizii își păstrează vitalitatea și fecunditatea cîteva luni după ce au ajuns în tractusul genital femel (însămînțarea are loc toamna, iar fecundarea ovulului în primăvara următoare).

— *In vitro*, la temperaturi scăzute între -20°C și -170°C , spermatozoizii își păstrează vitalitatea și puterea de fecundare două-trei săptămîni. Această proprietate a spermatozoizilor de a rezista *in vitro*, la temperaturi scăzute, prezintă importanță pentru tehnica însămînțărilor artificiale ce se efectuează la unele animale domestice. — În general, spermatozoizii de la cele mai multe animale se mișcă liberi în lichidul spermatic. La unele animale, cum sînt uni crustacei, la insecte, la moluște, iar dintre vertebrate la tritoni, axo-

lote și alte animale, spermatozoizii sînt grupați în interiorul unor capsule speciale numite *spermatofori*, pe care le formează glandele anexe.

În legătură cu rezistența la diverși factori externi, s-a constatat că spermatozoizii la om, ca și la alte mamifere, sînt foarte sensibili la frig, la cald, la diverși acizi și alcali, la substanțe astringente, narcotice, sulfamide și la thalidomidă. De asemenea, sînt sensibili la alcool și la unele antibiotice, acestea trecînd, în condiții normale, din sînge în lichidul spermatic și apoi în spermatozoid.

După Venderly (1951), spermatozoizii la mamifere conțin în nucleu aproximativ 3×10^{-12} g ADN. Această cantitate reprezintă 40% din greutatea nucleului și 20% din greutatea unui spermatozoid întreg. De remarcă că acest conținut în ADN a spermatozoidului reprezintă în mod sensibil jumătate din conținutul în ADN al unei celule somatice diploide.

3.4.4. SPERMATOGENEZA SAU FORMAREA SPERMATOZOIZILOR

Gametei masculi la animale se formează în testicule. Testiculul mamiferelor este o glandă sexuală formată din numeroase tuburi filamentoase, numite *tuburi seminifere* (fig. 3.7.). Cîteva tuburi seminifere se unesc laolaltă și se deschid în niște canalicule drepte, prin care se elimină spermatozoizii maturi. Un tub seminifer în secțiune prezintă un perete alcătuit din cîteva straturi de celule. Unele din ele nu sînt altceva decît celulele sexuale bărbătești în diferite stadii de dezvoltare, iar altele sînt celulele de susținere, așa numitele *celule Sertoli* (v. fig. 3.7.). În stratul exterior (epiteliul) al tubului sînt celule germinale în stadiul cel mai timpuriu de dezvoltare, care se divid intens. De aceea, zona respectivă se numește *zonă de reproducere*. Celulele acestei zone se numesc *spermatogonii*. La un moment dat, spermatogoniile nu se mai înmulțesc și intră în perioadă de creștere, ating dimensiuni mari și se numesc *spermatocite de ordinul întâi*. Acestea manifestă apoi o serie de transformări, în special nucleare, pregătindu-se pentru diviziunea meiotică ce va urma. În nucleul spermatocitelor de ordinul întâi au loc fenomene caracteristice profazei diviziunii meiotice, printre care sinapsis, chiasme, fisurarea longitudinală a cromozomilor și formarea tetradelor cromatidice. La sfîrșitul perioadei de creștere are loc meioza I, sau prima diviziune de maturare, în urma căreia rezultă două celule-fiice numite *spermatocite de ordinul al doilea*, cu un număr de cromozomi redus la jumătate, de formă rotundă și cu un nucleu

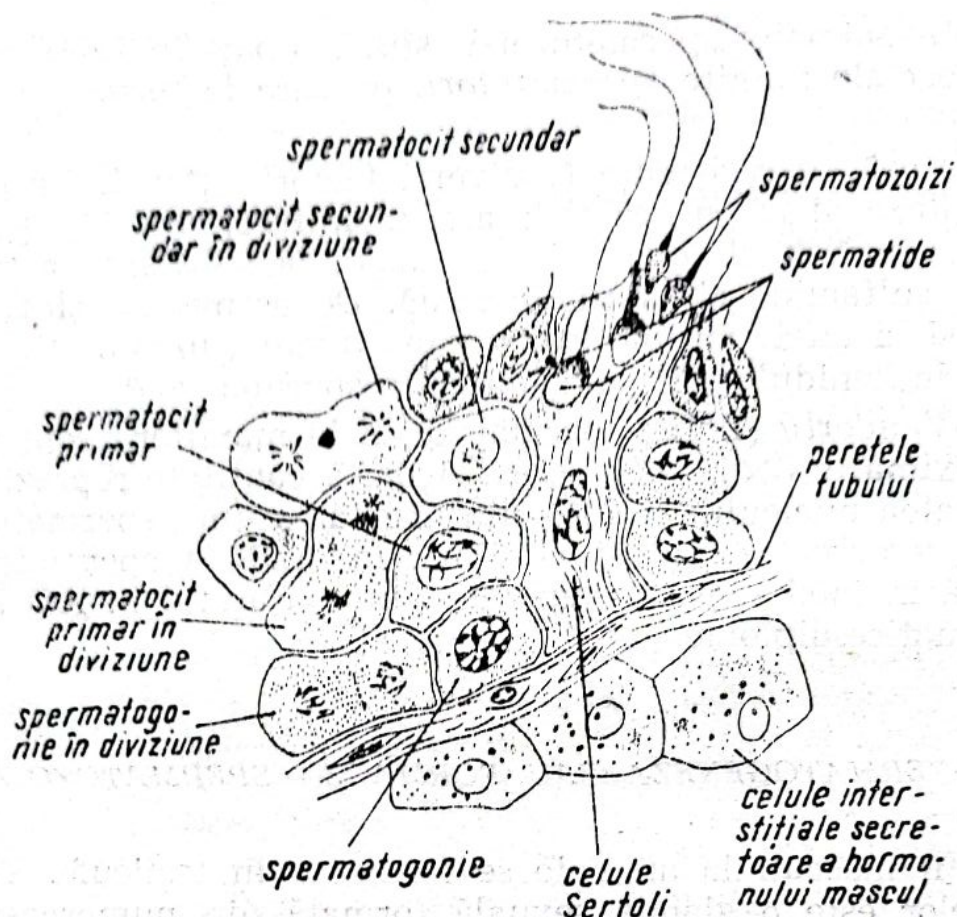


Fig. 3.7. Porțiuni dintr-un tub seminifer arătând evoluția spermatogenezei și spermiogenezei (după Ch. Houillon, 1967).

mare. Imediat după formarea lor, fiecare celulă se pregătește pentru cea de a doua diviziune meiotică. În interfaza care urmează primei meioze, fiecare cromozom este format din două cromatide unite printr-un centromer. Profaza și metafaza meiozei secundare se desfășoară într-un timp scurt, iar anafaza necesită un timp mai lung. În urma celei de a doua diviziuni meiotice, din fiecare spermatocit de ordinul doi rezultă câte două celule-fiice numite *spermatide*, care au tot un număr haploid de cromozomi, dar monocromatidici. Astfel, dintr-un spermatocit primar, cu un număr diploid de cromozomi ($2n$), rezultă patru spermatide cu jumătate din numărul de cromozomi (n). Spermatidele se găsesc chiar lângă lumenul tubului seminifer. În această zonă are loc transformarea spermatidiilor în spermatozoizi, fenomen numit *spermiogeneză*.

Spermiogeneza constă în următoarele:

- Nucleul spermatidei capătă un aspect compact, omogen și își modifică forma într-un mod caracteristic fiecărei specii, constituind o parte din capul spermatozoidului;
- Corpul citoplasmatic se alungește;

— Aparatul Golgi singur sau împreună cu vacuolele elaborează acrozomul;

— Centriolul generează filamentul axial;

— Toate mitocondriile se unesc între ele și formează un filament lung, care se dispune în spirală în jurul filamentului axial, în regiunea lui proximală;

— Corpul spermatidei se alungește mult, iar filamentul axial învelit într-o peliculă de citoplasmă crește mult în lungime și formează coada spermatozoidului;

— În ultima fază a spermiogenezei, cea mai mare parte a citoplasmei spermatidei, conținând aparatul Golgi, se desprinde de spermatozoid.

Durata evoluției celulei sexuale masculine, de la spermatogonie la spermatozoidul liber, în tubul seminifer, este de 49—51 de zile la berbec, iar la șoarece de 34 de zile (după I. Steopoe, 1967).

3.4.5. DIFERENȚIEREA GAMETILOR

Se cunoaște că toate celulele unui organism pluricelular au inițial același mesaj genetic. Cu toate acestea, manifestarea sau expresivitatea mesajului respectiv, prin genele ce îl formează, se manifestă diferit, în funcție de locul ce îl ocupă fiecare celulă în ansamblul unui organism. În general, se acceptă că diferențierea în expresivitatea celulelor este determinată de sinteza unor substanțe anumite în cantități mari și neesențiale pentru viața celulară. În acest caz, se pune întrebarea: ce „program“, sau cine dirijează astfel de sinteze? Răspunsul la această întrebare este foarte dificil. Totuși, studiile efectuate pe oul fecundat (zigotul) la animale, de la care începe dezvoltarea unui nou organism și care posedă toate potențialitățile genetice, dau un răspuns la întrebarea pusă. După formarea zigotului, celula respectivă începe să se dividă mitotic repetat și rapid din prima perioadă a embriogenezei. În felul acesta iau naștere o serie de celule-fiice sau *blastomere*, cu un rol precis într-un anumit moment al dezvoltării ontogenetice a organismului. Așadar, de la început apare o segregare în determinarea blastomereilor, ceea ce înseamnă preludiul diferențierii embrionare. Prin metoda marcărilor colorate s-a putut stabili la ce formație va da naștere fiecare arie de blastomere din blastula vertebratelor.

Pe baza cercetărilor de biologie moleculară se sugerează mecanismele prin care celulele embrionare dobândesc capacitatea de a selecționa, de a „filtra“ sau de a „lua“ numai o anumită parte din

totalitatea informației genetice existente în ADN-ul cromozomal al zigotului. Se cunoaște totodată modul cum acele mesaje genetice preluate de celulele embrionare se traduc apoi în proteinele de structură ale celulelor diferențiate și cum se păstrează această capacitate în generațiile diferitelor linii celulare. Exemplul cel mai elocvent de diferențiere celulară îl considerăm formarea oocitelor și a spermatozoizilor la animale.

3.4.6. FACTORII CARE INFLUENȚEAZĂ GAMETOGENEZA LA ANIMALE

Gametogeneza la animale este influențată de unii factori ai mediului înconjurător, dintre care menționăm: temperatura, hrana, lumina și activitatea unora dintre glandele endocrine.

— Pentru formarea gameților în gonadă este necesară o anumită temperatură optimă. De exemplu, dacă animalele care hibernază sunt puse în mediu cu temperatură optimă, se produce maturarea gameților.

— **Hrana** are un rol însemnat, mai ales pentru organismele femele care produc ouă bogate în vitelus. Pe lângă cele trei mari categorii de substanțe: proteice, lipidice și glucidice, în hrana femelelor trebuie să se găsească și vitaminele necesare.

— **Lumina** influențează maturarea gonadelor. Animalele crescute în condiții de lumină suplimentară în timpul nopții se maturază mai repede. Acțiunea se produce prin intermediul sistemului nervos și al lobului anterior al hipofizei.

În afară de hipofiză, în desfășurarea ovogenezei intervin și alte glande endocrine. De exemplu, mobilizarea substanțelor puse în rezervă în ficat, oase, țesutul adipos subcutanat, substanțe folosite în elaborarea vitelului, se face sub acțiunea hormonilor elaborați de tiroidă, de medulosuprarenală și de insulele lui Langerhans. La păsări, hormonii ovarieni și ai paratiroidelor intervin în punerea în rezervă și apoi în mobilizarea sărurilor de calciu, care sunt necesare pentru formarea cojii calcaroase a oului.

3.4.7. COMPARAȚIE ÎNTRE SPERMATOGENEZA ȘI OVOGENEZA

La baza ambelor fenomene este meioza sau reducerea cromozomală, care face ca dintr-o celulă diploidă cu $2n$ cromozomi să rezulte celule haploide cu n cromozomi, adică gameți.

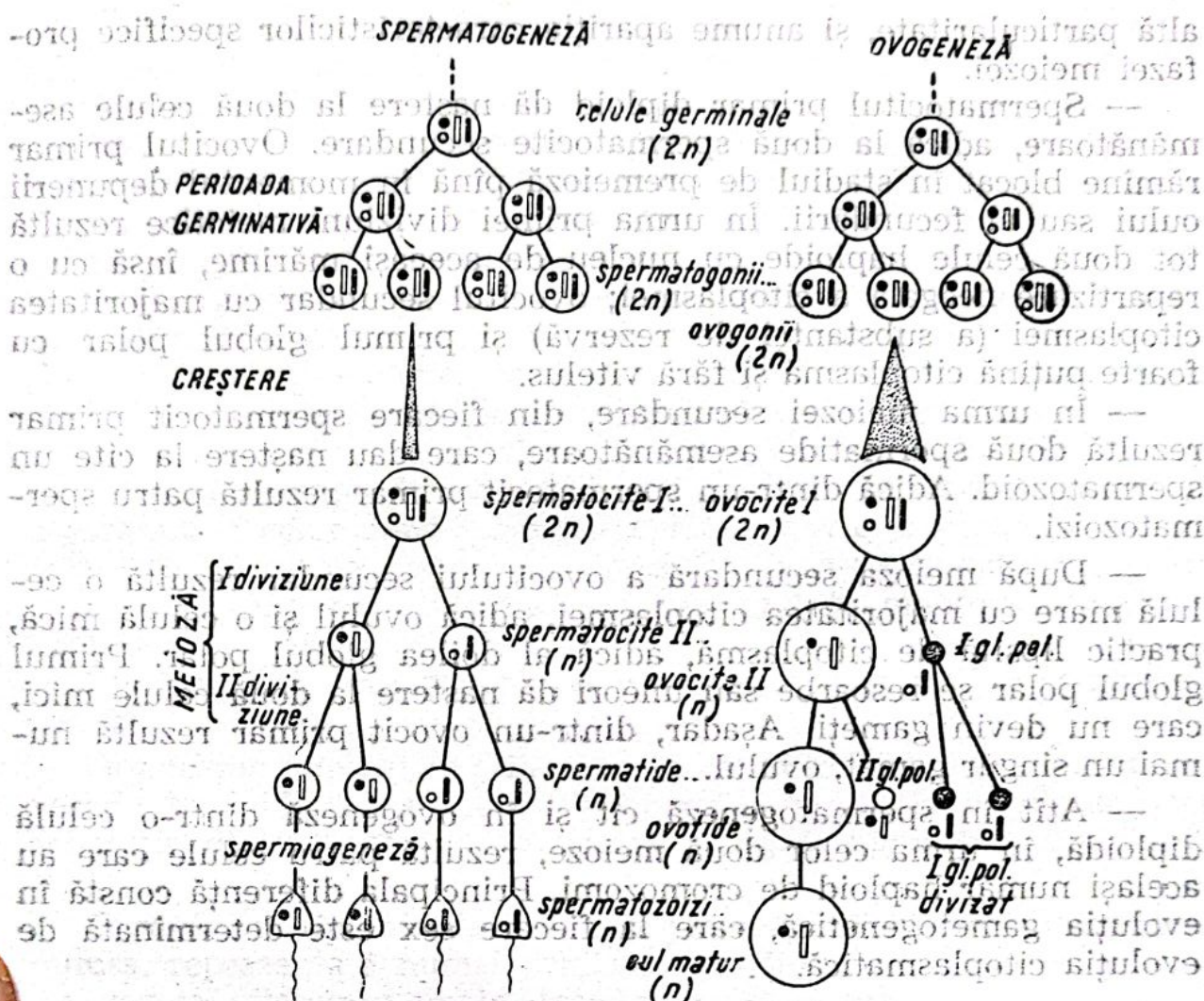


Fig. 3.8. Comparație spermatogeneză-ovogeneză într-un caz particular când $2n = 4$, respectiv $n = 2$ cromozomi (după Chailion, 1967).

Reproducerea sexuală nu este un fenomen general al regnului — Cu toate că spermatogeneza și ovogeneza pornesc de la celule diploide, numite celule germinale primordiale sau gonocite, diferențierea citologică a gonocitelor masculine până la formarea spermatozoizilor diferă foarte mult de diferențierea gonocitelor femele până la formarea ovulelor. În figura 3.8 se schițează, în paralel, gametogeneza la cele două sexe.

— Diferitele etape ale spermatogenezei și ovogenezei se desfășoară la nivelul glandelor sexuale.

— După perioada germinativă, în urma căreia rezultă spermatogonii sau ovogonii, încetează diviziunea mitotică și începe o creștere a celulelor respective, care este considerabil mai mare la ovogonii decât la spermatogonii. Nucleul ovogoniilor prezintă și o

altă particularitate, și anume apariția caracteristicilor specifice profazei meiozei.

— Spermatocitul primar diploid dă naștere la două celule asemănătoare, adică la două spermatocite secundare. Ovocitul primar rămâne blocat în stadiul de premeioză pînă în momentul depunerii oului sau al fecundării. În urma primei diviziuni meiotice rezultă tot două celule haploide cu nucleu de aceeași mărime, însă cu o repartizare neegală a citoplasmei; ovocitul secundar cu majoritatea citoplasmei (a substanței de rezervă) și primul globul polar cu foarte puțină citoplasmă și fără vitelus.

— În urma meiozei secundare, din fiecare spermatocit primar rezultă două spermatide asemănătoare, care dau naștere la cîte un spermatozoid. Adică dintr-un spermatocit primar rezultă patru spermatozoizi.

— După meioza secundară a ovocitului secundar rezultă o celulă mare cu majoritatea citoplasmei, adică ovulul și o celulă mică, practic lipsită de citoplasmă, adică al doilea globul polar. Primul globul polar se resoarbe sau uneori dă naștere la două celule mici, care nu devin gameți. Așadar, dintr-un ovocit primar rezultă numai un singur gamet, ovulul.

— Atît în spermatogeneză cît și în ovogeneză dintr-o celulă diploidă, în urma celor două meioze, rezultă patru celule care au același număr haploid de cromozomi. Principala diferență constă în evoluția gametogenetică, care la fiecare sex este determinată de evoluția citoplasmatică.

3.5. GAMEȚII LA PLANTE

Reproducerea sexuată nu este un fenomen general al regnului vegetal. Sînt plante inferioare (bacterii, alge albastre, unele flagelelate), care se înmulțesc numai pe cale asexuată, iar altele superioare care se înmulțesc atît sexuat cît și asexuat. Toate cazurile de reproducere sexuată presupun existența gameților, care din punct de vedere morfologic și structural prezintă o mare variabilitate. În general, gameții la plante se împart în izogameți și heterogameți.

Izogameții sînt gameții care din punct de vedere morfologic sînt identici la ambele sexe, de exemplu la unele alge, unde adesea se confundă cu zoosporii, pentru că gameții respectivi sînt flagelați.

Heterogameții sînt inegali din punct de vedere morfologic: gametul femel este de obicei mai mare și imobil, numit *macrogamet* sau *oosferă*; gametul mascul este mult mai mic și se numește *micro-*

gamet. Gameții masculi la rîndul lor se împart în *anterozoizi* sau *spermatozoizi*, cînd se mișcă cu ajutorul cililor sau flagelilor, și *spermarii*, cînd sînt lipsiți de cili.

Viața unei plante, de la formarea zigotului și pînă la apariția unui nou zigot, reprezintă ciclul de evoluție individuală. La toate plantele care prezintă sexualitate, un astfel de ciclu vital se împarte în două faze sau generații, generații deosebite între ele din punct de vedere citologic și fiziologic: o generație *diploidă* sau *sporo-fitică*, care constă dintr-o serie de diviziuni mitotice și o generație *haploidă* sau *gametofitică* ce ia naștere în urma diviziunii meiotice. Cele două generații se nasc una din alta și se succed cu regularitate în ciclul de dezvoltare al plantelor cu sexualitate. Acest proces se numește *alternanță de generații* sau *de faze*. Durata și gradul de organizare a celor două generații variază foarte mult în funcție de diferitele grupe de plante. De exemplu, la alge și ciuperci, generația dominantă este cea haploidă, pe cînd la plantele superioare dominantă este generația diploidă.

După modul cum are loc alternanța de generații, organismele pot fi:

Organisme haplobionte, la care în ciclul evolutiv predomină generația haploidă, care constituie aparatul vegetativ al plantei, iar generația diploidă se reduce numai la zigot (*Spirogyra*, *Vaucheria* etc.).

Organisme diplobionte, la care generația haploidă este foarte redusă, reprezentată numai prin gameți. Sînt puține cazuri în regnul vegetal (diatomee, unele alge și unele ciuperci).

Organisme haplodiplobionte, la care se găsesc ambele generații, cu predominarea uneia sau alteia, ambele fiind însă pluricelulare (unele talofite și toate cormofitele).

Avînd în vedere multitudinea aspectelor morfologice și structurale pe care le prezintă gameții la diferite grupări taxonomice, ca și geneza lor, de asemenea, foarte variată, în cele ce urmează ne vom referi numai la gameții de la plantele cele mai evolute, adică la gameții de la *Angiospermae*.

3.5.1. MORFOLOGIA ȘI STRUCTURA GAMEȚILOR FEMELI

Gameții femeli de la *Angiospermae* (ca și la *Gymnospermae*) se numesc *ovule* sau *macrosporangii*. La angiosperme ele se găsesc pe partea internă a carpelilor (macrosporangiofitele gineceului), în cavitatea ovariană, adică închise în ovar. Partea internă a ovarului,

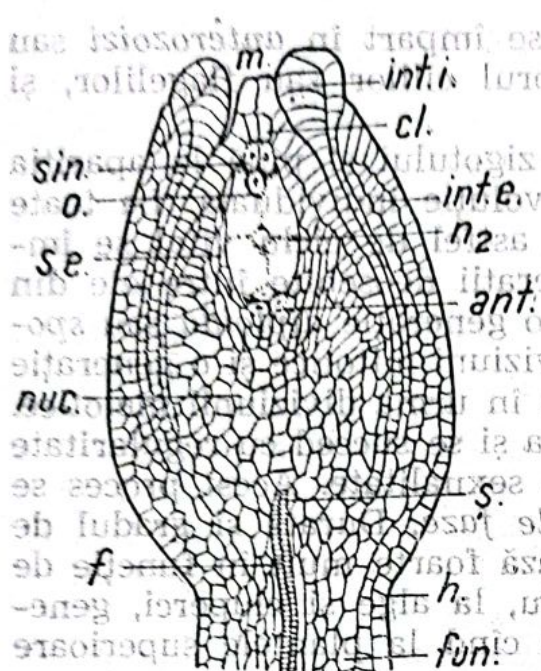


Fig. 3.9. Structura ovulului la Angiospermae: fun. — funicul; h. — hil; s. — salază; int. e. — integument extern (primină); int. i. — integument intern (secundină); m. — micropil; nuc. — nucelă; s.e. — sac embrionar; sin. — sinergide; ant. — antipode; o. — oosferă; n₂ — celula secundară a sacului embrionar; cl. — calotă; f. — fascicul conductor (după M. Răvărut și E. Turenschi, 1973).

Turenschi, 1973). Nucela, un țesut omogen format din mai multe celule, plasat între cele două integumente. Sacul embrionar, o veziculă situată în nucelă, aproape de micropil. El reprezintă macrosporul sau gametofitul femel și este format din opt nuclee haploizi și anume: oosfera și două sinergide situate la polul micropilar al sacului embrionar, trei antipode dispuse la polul opus și nucleul secundar al sacului embrionar, situat la mijlocul acestuia, rezultat al unirii a doi nuclee haploizi (câte unul de la fiecare pol al sacului embrionar).

Din descrierea gametofitului femel la Angiospermae se desprinde concluzia că în decursul evoluției plantelor, gametofitul sa

unde se prind ovulele, se numește placenta, iar modul cum sunt dispuse aceste țesuturi în ovar se numește placentatie. Locul unde sunt situate țesuturile placentare în raport cu cavitatea ovariană are un caracter constant la plante și constituie un criteriu de clasificare a unor ordine și ramuri evolutive dintre angiosperme. Numărul ovulelor dintr-un ovar este foarte variabil, de la unu până la câteva zeci de mii de ovule.

Ovulul este prins de placenta printr-o codiță numită funicul; locul unde funiculul se prinde de ovul se numește hil. Prin funicul trece fasciculul libero-lemnos care vine de la placenta și hrănește ovulul. La baza ovulului, fasciculul se ramifică; locul respectiv se numește salază. Un ovul sectionat longitudinal este prezentat în figura 3.9.

Integumentele reprezintă două învelisuri: unul extern mai gros (primină) și altul intern mai subțire (secundină). Fiecare integument este format din două până la patru straturi de celule. În unele cazuri, ovulele angiospermelor (la dicotiledonatele mai evoluate) au un singur integument. Integumentele nu acoperă complet partea superioară a ovulului, lăsând un orificiu mic numit micropil.

Nucela, un țesut omogen format din mai multe celule, plasat între cele două integumente.

Sacul embrionar, o veziculă situată în nucelă, aproape de micropil. El reprezintă macrosporul sau gametofitul femel și este format din opt nuclee haploizi și anume: oosfera și două sinergide situate la polul micropilar al sacului embrionar, trei antipode dispuse la polul opus și nucleul secundar al sacului embrionar, situat la mijlocul acestuia, rezultat al unirii a doi nuclee haploizi (câte unul de la fiecare pol al sacului embrionar).

Din descrierea gametofitului femel la Angiospermae se desprinde concluzia că în decursul evoluției plantelor, gametofitul sa

devenit din ce în ce mai mic (sacul embrionar cu cei șapte nuclei). Acest fapt a permis ca gametofitul femel să fie mai bine protejat de sporofit, mărind astfel capacitatea de adaptare a plantelor la condiții de mediu cât mai variate.

3.5.2. FORMAREA GAMETILOR FEMELI

În formarea gametilor femeli la angiosperme se disting două etape esențiale: megasporogeneza și megagametogeneza (fig. 3.10, b).

Megasporogeneza. Celula-mamă a gametilor femeli, numită me-

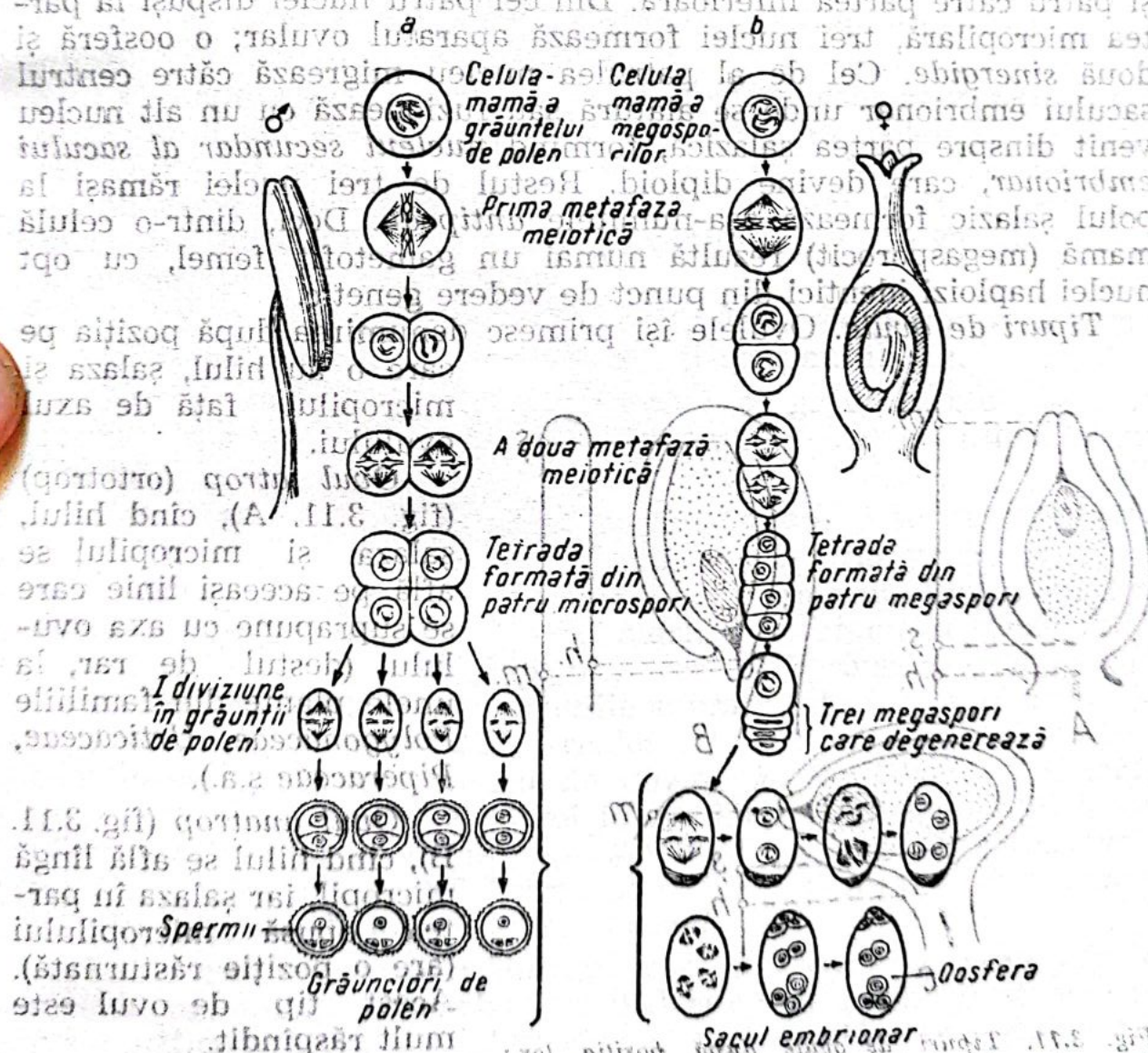


Fig. 3.10. Formarea gametilor la plantele superioare: A → megasporogeneza; B → microsporogeneza (după A. M. Wisscheter, 1967).

gasporocit, provine din țesutul subepidermal al ovarului tânăr. La un moment dat, o celulă diploidă din nucelă, situată spre micropil, suferă două diviziuni meiotice din care rezultă patru celule (o tetradă) haploide, suprapuse, numite *megaspori*. Din aceștia, trei megaspori degenerază (se resorb) iar al patrulea, cel mai de jos, se va dezvolta mai departe în procesul denumit megagametogeneza.

Megagametogeneza. Nucleul din megasporul care nu a degenerat suferă trei diviziuni mitotice succesive din care rezultă opt nuclei într-o celulă mult mărită care va da naștere *macroprotalului* sau *gametofitului femel*, reprezentat prin *sacul embrionar*. În gametofitul femel, cei opt nuclei haploizi au o orientare polară: patru se dispun la partea superioară a sacului embrionar (către micropil) și patru către partea inferioară. Din cei patru nuclei dispuși la partea micropilară, trei nuclei formează aparatul ovular; o oosferă și două *sinergide*. Cel de al patrulea nucleu migrează către centrul sacului embrionar unde se alătură sau fuzionează cu un alt nucleu venit dinspre partea șalazică, formînd *nucleul secundar al sacului embrionar*, care devine diploid. Restul de trei nuclei rămași la polul șalazic formează așa-numitele *antipode*. Deci, dintr-o celulă mamă (megasporocit) rezultă numai un gametofit femel, cu opt nuclei haploizi identici din punct de vedere genetic.

Tipuri de ovule. Ovulele își primesc denumirea după poziția pe care o au hilul, șalaza și micropilul față de axul ovulului.

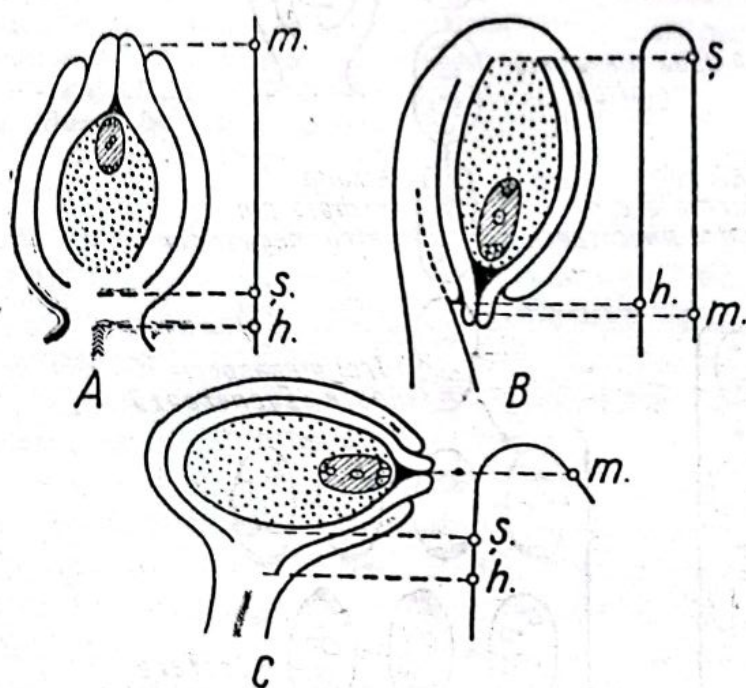


Fig. 3.11. Tipuri de ovule după poziția lor: A — atrop (ortotrop); B — anatrop; C — campilotrop; m. — micropil; ș. — șalază; h. — hil.

Ovul atrop (ortotrop) (fig. 3.11. A), cînd hilul, șalaza și micropilul se află pe aceeași linie care se suprapune cu axa ovulului (destul de rar, la unele plante din familiile *Polygonaceae*, *Urticaceae*, *Piperaceae* ș.a.).

Ovul anatrop (fig. 3.11. B), cînd hilul se află lîngă micropil, iar șalaza în partea opusă micropilului (are o poziție răsturnată). Acest tip de ovul este mult răspîndit.

Ovulul campilotrop (fig. 3.11. C), cînd hilul,

șalaza și micropilul se găsesc foarte apropiate între ele și dispuse aproape pe o linie orizontală (ovul culcat în formă de rinichi). Este mai puțin frecvent și se găsește la *Cluciferae*, *Caryophyllaceae* ș.a.

Numărul ovulelor în ovar este foarte variabil. De exemplu la *Compositae*, *Cyperaceae*, *Graminaceae* ș.a., ovarul conține un singur ovul; la *Umbelliferae*, unele *Rubiaceae* ș.a. în ovar sînt două ovule, la *Boraginaceae*, *Lamiaceae* ș.a. sînt patru ovule; la alte familii ovarul conține zeci și chiar sute de ovule, pentru ca la familiile *Orobanchaceae* și *Orchidaceae* să se găsească în ovar cîteva zeci de mii de ovule.

3.5.3. MORFOLOGIA ȘI STRUCTURA GAMEȚILOR MASCULI

La Angiospermae, gametofitul bărbătesc este reprezentat prin grăunciorul de polen. Ca formă, grăunciorul de polen poate fi sferic, elipsoidal, cubic etc. și cu ornamentații. Grăunciorii de polen au, în general, un diametru de 20—50 microni. Sînt și grăunciori mai mici, după cum sînt și unii care ajung pînă la 200 de microni în diametru (la *Cucurbita pepo*).

Ca structură, un grăuncior de polen la angiosperme este format din două părți distincte: sporoderma și conținutul viu.

Sporoderma este învelișul protector al grăunciorului de polen formată din două straturi: exina (stratul extern) și intina (stratul intern).

Exina este alcătuită la rîndul ei din *tectum* și *stratul columelar*, care, împreună, formează *sexina*, sub care se află stratul bazal numit *nexina*. Tectumul se prezintă fie sub forma unui strat continuu compact sau cu orificii mici sau mari. Pe tectum, la unele specii, apar formațiuni cu spinuli, spini, vercuri, granule sau reticule. Tectumul împreună cu formațiunile suprategtale formează ornamentația exinei, care este caracteristică fiecărei unități taxonomice, constituind astfel un criteriu de diagnosticare. Stratul columelar este format din columele cu rol în susținerea tectumului și în stabilirea legăturilor între acestea și stratul imediat următor, stratul bazal. Nexina, stratul intern al exinei, cu aspect fin granular, stabilește legăturile între exină și intină.

Exina este adesea prevăzută cu pori prin care ies tuburile polenice în momentul germinării grăunciorului de polen. Porii nu sînt niște orificii propriu-zise, ci niște zone în care exina este foarte subțire. La unele specii, porii sînt acoperiți cu cîte un opercul, care are, în general, aceeași structură cu exina.

Intina se găsește sub *exină* și formează membrana internă a grăunciorului de polen. Ea este mult mai subțire, multistratificată, continuă, constituită din poliuronide simple sau în amestec cu polizaharide, iar stratul intern din celuloză.

Conținutul viu al grăunciorului de polen este format dintr-o citoplasmă abundentă și un nucleu voluminos central. În citoplasmă se găsesc aproximativ toate tipurile de organite celulare caracteristice celulei vegetale: ribozomi liberi, mitocondrii, protoplastide în stadii incipiente de diferențiere, profile ale reticulului endoplasmatic, dictiozomi. Conținutul viu suferă numeroase modificări odată cu germinarea polenului, cu diviziunea nucleului spermatic, cu formarea gameților.

În interiorul grăunciorului de polen se găsesc: *nucleul vegetativ*, omolog cu protalul mascul și un *nucleu* (sau doi) *generativ*, omolog cu anteridia, organul sexual mascul.

3.5.4. FORMAREA GAMEȚILOR MASCULI

Ca și la formarea gameților femeli, procesul de formare a gameților masculi se desfășoară tot în două etape, denumite: microsporogeneză și microgametogeneză (fig. 3.10. A).

Microsporogeneza. Celula-mamă a polenului, numită și *microsporocit*, ia naștere în urma unei diferențieri în țesutul subepidermal al anterelor tinere (țesutul arhesporial), al unor celule sporogene, diploide. După cele două diviziuni meiotice rezultă patru celule haploide (o tetradă), numite *microspori*.

Microgametogeneza. După formarea microsporilor, nucleul fiecăruia se divide mitotic (fără o diviziune a citoplasmei) și iau naștere doi nuclei: *nucleul vegetativ* și *nucleul generativ*. Acesta din urmă se divide, tot mitotic, în alți doi nuclei numiți *nuclei spermatici* sau *spermatii*. Diviziunea nucleului generativ poate avea loc în grăunciorul de polen matur sau numai în cursul creșterii tubului polenic. Prin urmare, în microgametogeneză, dintr-un microspor haploid, în urma a două mitoze, se formează trei nuclei haploizi, toți asemănători între ei din punct de vedere genetic. Rolul nucleului vegetativ este diferit de al nucleilor spermatici. Nucleul vegetativ facilitează acumularea de substanțe de rezervă pentru asigurarea în continuare a diviziunii nucleului generativ și creșterea tubului polenic. Cei doi nuclei spermatici vor participa în procesul de fecundare a gametofitului femel.

Tipuri de polen. Forma, dimensiunile sau ornamentațiile de pe suprafața grăunciorilor de polen variază foarte mult de la o specie la alta, dar sînt constante la aceeași specie.

În momentul deschiderii anterelor, grăunciorii de polen sînt adesea izolați. La unele plante, grăunciorii sînt grupați cîte patru, formînd tetrade. La *Orchidaceae* și *Asclepiadaceae* toți grăunciorii de polen dintr-o lojă a anterei sînt lipiți între ei printr-o substanță lipicioasă, rezultînd formațiuni numite *polinie*.

3.6. CONCLUZII

Din cele prezentate privind morfologia, structura și formarea gameților la animale și la plante se desprind următoarele concluzii:

— Gameții sau celulele sexuale iau naștere din celule somatice, nesexuale. Procesul de transformare a celulelor somatice în celule sexuale a apărut în decursul filogenezei ca un mijloc de perfecționare a reproducerii și a modului de transmitere ereditară a caracterelor dobîndite.

— Gameții sînt rezultatul dezvoltării întregului organism și sînt cele mai tinere celule, din punct de vedere stadial, ale organismului.

— Gameții sînt cele mai complexe celule din punct de vedere biologic, pentru că exprimă în cel mai înalt grad toate caracterele și însușirile ereditare potențiale ale organismului. În gameți se acumulează toată calea parcursă de generațiile precedente.

— Diferențierea celulelor sexuale din celule nesexuale este rezultatul condițiilor mediului extern la care s-au adaptat pe rînd organismele strămoșești.

CAPITOLUL IV

FECUNDAREA

4.1. SEMNIFICAȚIA FECUNDĂRII

Fecundarea, definită în modul cel mai simplu, constă în fuziunea citoplasmică și nucleară a doi gameți de sexe opuse, în urma căreia rezultă zigotul. Fenomenul fecundării este foarte complex și diferă foarte mult după poziția pe care o ocupă organismele vii pe scara evoluției. De aceea, pentru a descrie intimitățile acestui fenomen, ne vom referi numai la un grup de organisme asemănătoare între ele din acest punct de vedere.

Fecundarea prezintă, în general, două aspecte fundamentale: *activarea*, care înseamnă ieșirea oului din inerția sa fiziologică și *fecundarea (amfimizia)* sau unirea celor doi nuclei (pronuclei) de sexe diferite într-un nucleu de fecundare unde coexistă genele parentale.

Fecundarea este, în esență, una din seriile de schimbări nucleare care fac parte din mecanismul variației de adaptare și al evoluției speciilor. Ea este asociată cu procesul de reproducere, de aceea i se atribuie și funcția de înmulțire a indivizilor.

Reproducerea este proprietatea organismelor vii de a da naștere unor noi ființe, prin care se asigură perpetuarea speciei. Reproducerea însumează toate laturile componente ale fenomenului prin care sistemele de nivel individual, și prin ele sistemele de nivel superior (populații-specii), se pot perpetua în timp, multiplicându-se și diversificându-se totodată.

Înmulțirea, în sensul strict al cuvântului, reprezintă sporirea numărului de indivizi dintr-o populație. Nu totdeauna reproducerea unor indivizi înseamnă și înmulțirea numărului lor total în cadrul colectivității. Reproducerea organismelor vii poate avea loc pe cale sexuată (singamă) sau/și pe cale asexuată (agamă). Deci, înmulțirea organismelor nu este totdeauna condiționată de fecundare.

În cadrul plantelor superioare, caracterizate prin prezența ce-

lor mai specializate structuri și funcții cu rol în reproducerea sexuată, apar și alte modalități de reproducere, în care prezența elementelor sexuale nu este necesară uneori, iar în alte cazuri au numai un rol stimulat. Faptul că la specii superioare de plante se întâlnește o revenire la reproducerea asexuată sau la coexistența celor două modalități de reproducere ridică o serie de întrebări, care permit formularea mai multor ipoteze.

O altă semnificație majoră a fecundării este refacerea numărului de cromozomi specific celulelor somatice ale speciei. Această refacere a numărului de cromozomi se poate realiza uneori și fără fecundare. De exemplu, la unele rîme și planarii, dublarea numărului de cromozomi are loc înaintea meiozei. La unele alge, ca *Oedogonium*, meioza înlocuiește mitoză în primele diviziuni ale zigotului, dînd naștere la patru indivizi, fenomen numit *meioză zigtică*. Refacerea numărului de cromozomi după a doua diviziune meiotică se observă în procesul de autogamie la *Paramecium*.

La multe organisme inferioare, cum sînt Protistele, înmulțirea este dependentă de mitoză, printr-o fisiune binară sau multiplă. Fisiunea binară constă în clivajul celulei imediat după mitoză (sau endomitoză), iar la fisiunea multiplă are loc o multiplicare de mai multe ori a nucleului și numai după aceea se fragmentează și citoplasma. Fisiunea multiplă poate fi sub formă de *schizogonie* (cînd se produc indivizi noi activi) sau de *sporogonie* (cînd rezultă un număr mare de spori, adesea în stare letală). Formarea sporilor se observă și la unele plante mai evolute, cum sînt Bryophytele și Pteridophytele și mai rar la Spermatophyte și Metazoare.

La unele organisme pluricelulare, diviziunea mitotică este și un mijloc de înmulțire vegetativă. Reproducerea agamă, avînd o ereditate simplă, prezintă avantajul că asigură în generațiile următoare indivizi aproape identici cu forma inițială de la care au provenit, adică o populație omogenă. În anumite împrejurări, acest mod de reproducere este favorabil perpetuării speciei. Dar lipsa de variație limitează posibilitățile de adaptare a organismelor, făcîndu-le să depindă mult de stabilitatea mediului înconjurător. Cînd se schimbă condițiile și populația nu dispune de mecanisme de apărare speciale, adesea, populația respectivă este sortită pieirii.

4.2. ASPECTE GENERALE ALE FECUNDĂRII LA ANIMALE

La majoritatea cordatelor inferioare, fecundarea se efectuează în afara organismului, în mediul acvatic, în care reproducătorii elimină gameții. La celelalte cordate, fecundarea este internă; masculul introduce sperma în tractusul genital femel.

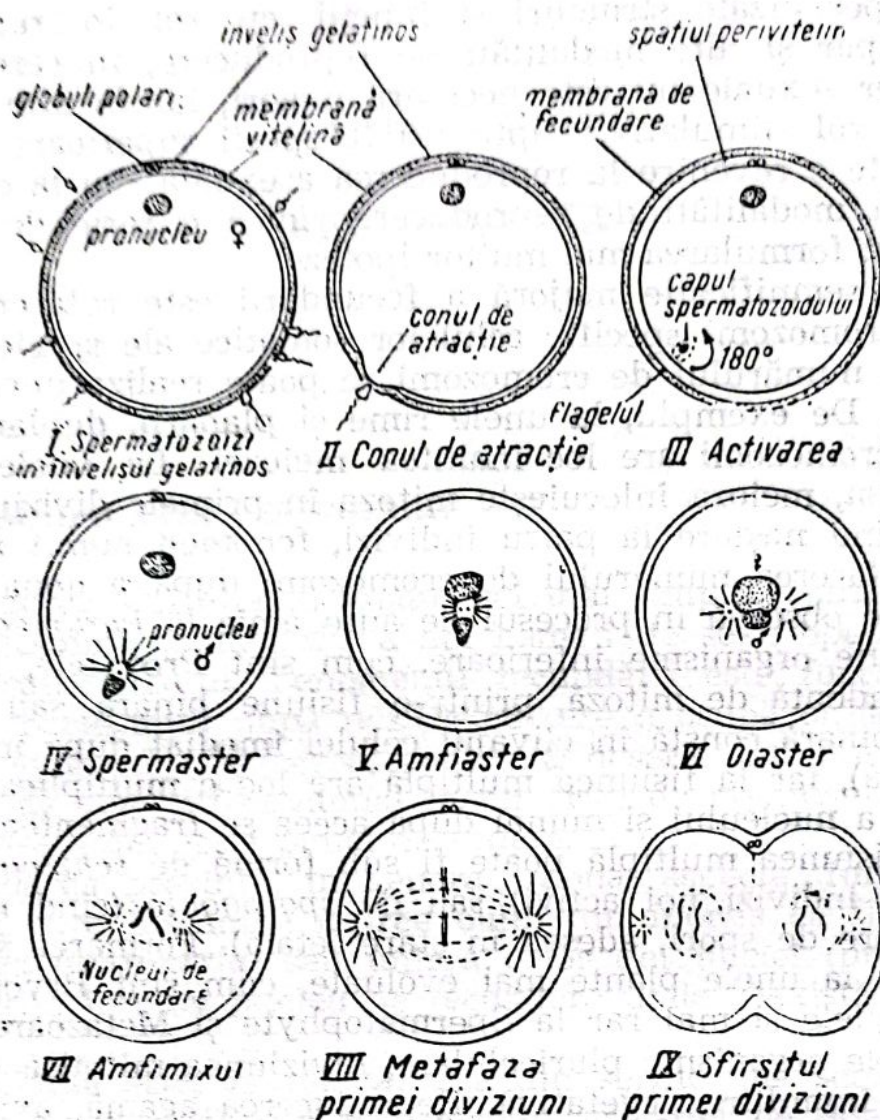


Fig. 4.1. Reprezentarea schematică a etapelor fecundării la ursin. (Învelișul gelatinos este reprezentat numai în primele trei scheme).

Procesul de fecundare la toate nivelele de organizare se realizează, în general, în trei faze: atașarea gameților, fuziunea citoplasmică și unirea nucleilor gameților (fig. 4.1).

Atașarea gameților. Fecundarea la animale începe prin atașarea membranei spermatozoidului de membrana plasmatică a ovulului. Specificitatea relativă a atașării (în funcție de specie) dintre gameți este probabil factorul principal care stă la baza caracterului specific al fecundării. În general, se acceptă faptul că modul specific de atașare al gameților s-ar datora aspectului complementar al tipurilor moleculare de proteine sau mucoproteine existente pe suprafețele lor de contact; substanțele respective având proprietăți anti-

genice distincte. În consecință, s-au făcut încercări pentru a pregăti antiseruri corespunzătoare care să poată stimula atașarea spermatozoizilor omologi de suprafața ovulului sau de a influența capacitatea de fecundare a spermatozoizilor.

La mamifere, antigenii observați în mod obișnuit pe spermatozoizii ejaculați sînt mai ales cei care se găsesc în plasma seminală. Sînt și antigeni de suprafață caracteristici speciei, îndeosebi la spermatozoizii epididimali. Uneori, este posibil să se inducă formarea autoanticorpilor față de spermatozoizi. Experiențe de cercetare, cît și date clinice, demonstrează că este posibil să se realizeze la individul femel o reacție față de spermatozoizi, în așa măsură încît fecundarea să fie inhibată și, în consecință, să apară fenomenul de sterilitate.

Așa cum s-a constatat la iepuri și la șobolani, fecundarea nu începe îndată ce spermatozoizii și ovulele se apropie, ci numai după ce spermatozoizii au stat cîteva ore în tractusul genital femel. La fecundarea ouălelor de mamifere *in vitro* s-au obținut rezultate bune numai cu ovulele de iepure tratate cu spermatozoizi scoși din uter la cîteva ore după coit.

Cum se explică acest fenomen? Experiențele efectuate pe *Ascaris* și pe broască au dus la concluzia că pătrunderea spermatozoidului în ovul este posibilă prin acțiunea solventă a unor enzime ale spermei asupra învelișului ovulului.

La mamifere, agentul care distruge materia ce înconjoară ovulele se numește *hialuronidaza*. Această enzimă provine din epiteliul spermatogen. Ea este, în mod clar, asociată cu spermatozoidul. Plasma seminală conține hialuronidază numai cînd spermatozoizii mor și elimină cantitatea lor de enzimă. Spermatozoizii vii ai mamiferelor nu pot elibera hialuronidază pînă cînd nu au suferit unele schimbări fiziologice care, în mod normal, se produc în tractusul genital femel. Așadar, la majoritatea celulelor animale, învelișul ovulului nu poate fi străbătut decît numai de spermatozoizii care eliberează hialuronidaza.

Una din problemele care suscită mult interes este aceea privind modul de întîlnire a gameților.

În regnul vegetal s-a pus în evidență fenomenul de chimiotactism la ferigi și la mușchi. La ferigi, atracția gameților este determinată de acidul L-malic. Spermatozoizii de ferigă au o regiune senzorială la nivelul capului sau al cozii, capabilă să detecteze acidul L-malic.

La metazoare, rolul chimiotactismului este mai bine pus în evidență.

La nevertebrate, în fenomenul de apropiere a gameților și actul fecundării, intervin elnei grupe de substanțe, în grade diferite:

— *Fertilizina ovulară* (ginogamon II), o substanță produsă de gameți, de aceea ea poate fi de origine ovulară sau de origine spermatică. Când este produsă de ovul se numește fertilizina ovulară;

— *Antifertilizina ovulară* (ginogamon I), o substanță responsabilă de activitatea și atragerea spermatozozilor;

— *Antifertilizina spermatică* (androgamon II) este fertilizina produsă de spermatozoi;

— *Agenti litici spermatici* (androgamon I);

— Substanțe emise de gameții unui sex care permit emiterea gameților pentru animalul de sex opus.

Termenul de *gamon* a fost introdus de *Hartmann*, în anul 1940, pentru a denumi substanțele emise de gameți: *ginogamoni* pentru ovule și *androgamoni* pentru spermatozoi.

Agenti litici spermatici au proprietatea de a distruge învelișul care protejează ovulul de la aceeași specie, permițând astfel pătrunderea rapidă a spermatozoidului în ovul. Natura chimică a lizinei spermatică nu este încă bine cunoscută.

Antifertilizina spermatică este o substanță emisă de spermatozoi, care reacționează specific cu fertilizina ovulară. O astfel de substanță se obține din spermatozoi și are un dublu rol: neutralizează fertilizina ovulară și produce aglutinarea ovulelor. Antifertilizina spermatică este formată din proteine acide. Specificitatea fecundării se bazează pe specificitatea reacției fertilizina ovulară — antifertilizina spermatică. Această reacție determină atașarea inițială a spermatozoidului de ovulul din aceeași specie. Recunoașterea gameților este ca o reacție imunologică specifică de tipul antigeni-anticorpi.

Fuziunea citoplasmică. După ce gameții s-au atașat și a avut loc penetrarea membranei ovulului, începe a doua fază a fecundării, anume fuziunea citoplasmică. Fuziunea se produce, în general, în zona unde se realizează primul contact. În urma acestui fapt, cele două celule se înconjoară de aceeași membrană continuă, constituind astfel o celulă unică, deși în fazele inițiale își mențin încă individualitatea.

Unirea nucleilor. Această a treia fază reprezintă fecundarea propriu-zisă. Există diferențe în ceea ce privește gradul de unire realizat de cei doi nucleii. La unele organisme, nucleii de abia se apropie, păstrându-și în mod evident individualitatea, în timp ce la altele are loc fuziunea completă și amestecul complet al cromozomilor. Se cunosc, de asemenea, grade intermediare de unire. Indi-

ferent de aceste diferențe, unirea nucleilor rămâne un mecanism care asigură adunarea cromozomilor haploizi materni și paterni într-o singură celulă diploidă numită zigot.

4.3. CONSECINTE ALE FECUNDARII

La multe specii de animale și plante, gametul femel devine activ numai când se produce unirea cu gametul mascul. În cazul când nu are loc acest fenomen, gametul femel degenerază (cu excepția fenomenului de partenogeneză). În ce măsură activarea este sau nu provocată de gametul mascul este o problemă discutabilă, deoarece ouăle mai multor animale diferite pot fi activate și prin agenți artificiali, cum sunt temperatura, razele ultraviolete și X, acizi, baze, alcaloizi, solvenți ai grăsimilor, săruri biliare, agitație mecanică, agenți electrici și altele. De asemenea, nu se cunosc prea bine nici schimbările biochimice, care reprezintă răspunsul esențial la stimulul de activare.

Dintre schimburile metabolice care se produc în ovule în timpul activării menționăm o creștere mare a consumului de oxigen în momentul pătrunderii spermatozoidului. Ovulul nefecundat conține un inhibitor de citocromoxidază care este inactivat și îndepărtat la începutul fecundării. Unele procese de sinteză sunt suspendate înainte de activare. De exemplu, ovulele nefecundate de la ariciul de mare pot utiliza glucoza pentru sinteza aminoacizilor sau pot lua aminoacizii liberi din mediu, însă au puține posibilități de a încorpora aminoacizii în proteine. Ovulele activate, ca și oocitele tinere din ovar, pot să încorporeze aminoacizii în proteine și chiar să efectueze unele sinteze de proteine. S-a constatat că bariera în sinteza proteinelor din oul neactivat este o stare funcțională de inhibiție a ARN-mesager sau a ribozomilor.

În concluzie se poate spune că aspectul biochimic al activării ar corespunde unei treziri (probabil o eliberare de sub inhibiție) atât a sistemului anabolic cât și a sistemului catabolic (după C. R. Austin, 1967).

Deseori, activarea este asociată, pe lângă schimbările biochimice, și cu unele schimbări structurale care afectează forma și mărimea gametului femel, ca și repartizarea componentilor săi citoplasmici. Mai apar o serie de reacții cu aspecte foarte diferite: împiedicarea unei reconjugări precoce; eliminarea surplusului de spermatozoizi, pentru care se formează un înveliș gelatinos, ridicarea unei mem-

brane de fecundare, formarea unui strat hialin, închiderea micropililor și împiedicarea polispermiei; dispunerea pronucleilor masculi supranumerari pentru a facilita fuzionarea cu pronucleul femel. La unele insecte și la toate ouăle de reptile și păsări pătrund mai mulți spermatozoizi în citoplasma oului și formează pronuclei. Este o polispermie fiziologică. Foarte rar apare fenomenul de polian-drie (unirea mai multor pronuclei masculi cu unul femel). De aceea pronucleii masculi suplimentari se resorb sau sînt îndepărtați după ce unul s-a unit cu pronucleul femel.

4.3.1. CONUL DE ATRACȚIE, DE FECUNDARE SAU DE INTRARE

La locul unde ovulul ia contact cu spermatozoidul se formează o ridicătură a citoplasmei ovulare și a membranei viteline, constituind *conul de atracție*, care se retrage apoi în ovul, împreună cu capul spermatozoidului. Acest con apare ca un răspuns la contactul cu filamentul acrozomului, un filament apical care provine din „capul” spermatozoidului și se proiectează către ovul, asigurînd astfel capturarea lui. Acest fenomen a fost observat la ursin, steaua de mare și la mai multe moluște și s-a numit *reacție acrozomală*.

Asociația dintre spermatozoid și ovul a făcut obiectul de studiu al mai multor specialiști, în special după observațiile făcute la microscopul electronic. De exemplu, A. L. Calvin și L. H. Calvin (1964), studiind acest fenomen la *Hydroides*, ajung la constatări foarte interesante, schițate în figura 4.2. Acrozomul de *Hydroides* are o granulă centrală foarte densă și granulații mai fine sub membrana acrozomală. În figura 4.3. sînt prezentate detalii privind acrozomul capului spermatozoidului la *Hydroides*, *Saccoglossus kowalevskii* și la molusca de livadă *Barnea*.

S-au descris diferite forme de conuri de fecundare la diferite animale care se datoresc probabil diferențelor ce există în formarea filamentului acrozomal și în proprietățile fizice ale cortexului ovulului.

După această sumară, dar sugestivă, prezentare a relației spermatozoid-ovul în procesul fecundării, se pune întrebarea dacă fenomene asemănătoare apar în toate cazurile de fecundare. Cercetările de pînă acum nu le-au putut confirma. Prezența filamentului sau a tubului acrozomal nu a fost pusă în evidență la vertebrate, dar nu este exclusă. Ovulele de mamifer au și ele un fel de con de

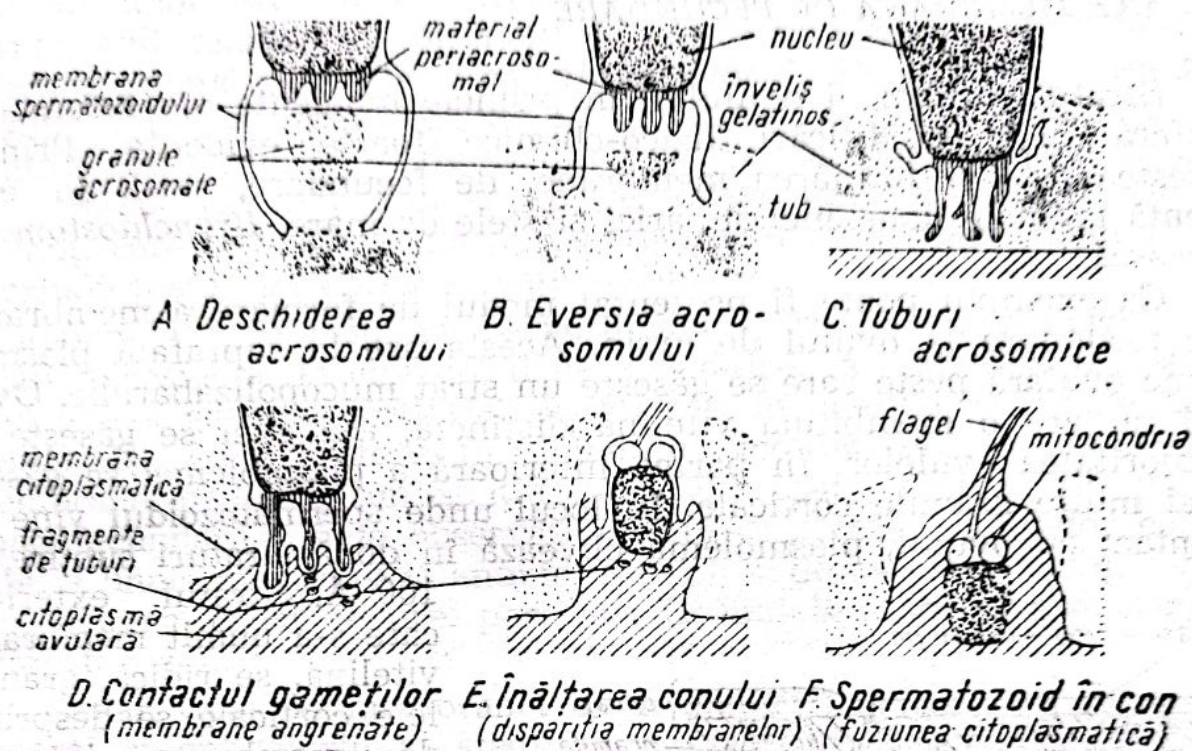


Fig. 4.2. Fecundarea la anelide, *Hydroides*, asocierea spermatozoid-ovul. Din momentul deschiderii, acrosomul seamănă cu involucrul unei flori (A, B și C), Gameții se atrag între ei (D, E și F) (după A. L. Calvin și L. H. Calvin, 1964)

fecundare — o ridicătură mică de citoplasmă în punctul de atașare a capului spermatozoidului — care, în general, se menține o scurtă perioadă după ce capul a pătruns în vitelus.

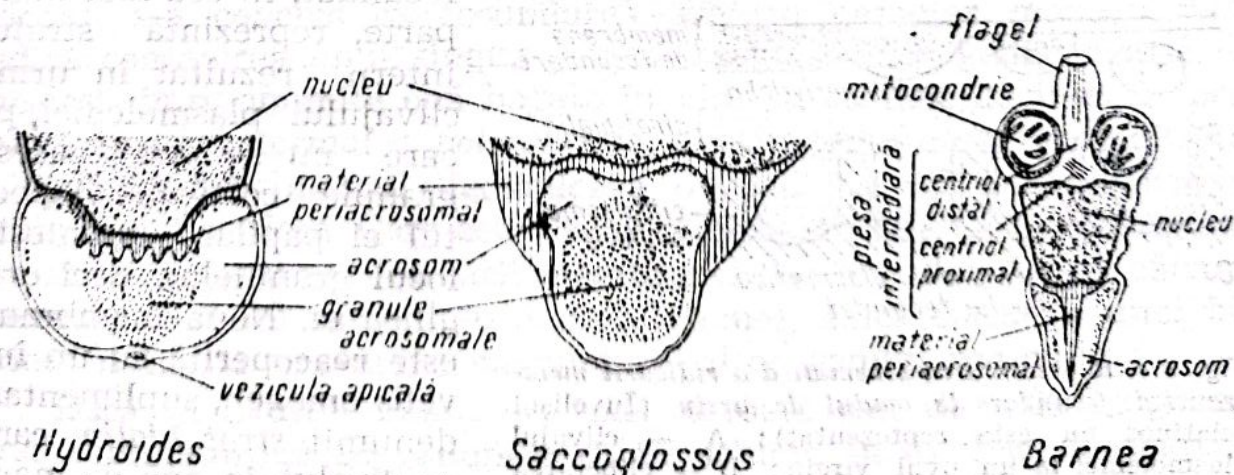


Fig. 4.3. Detalii privind acrosomul și capul spermatozoidului la genurile: *Hydroides*, *Saccoglossus* și *Barnea*.

4.3.2. MEMBRANA DE FECUNDARE

Stratul cortical, al ovulului, în primele momente ale fecundării, suferă niște modificări fizico-chimice foarte evidente. Printre acestea este și formarea membranei de fecundare, pusă în evidență la ouăle unor anelide, arici și stele de mare, *Branchiostoma* și broască.

Ca exemplu poate fi prezentat modul de formare a membranei de fecundare la ovulul de ursin. Acesta are la suprafață plasmolema ovulară peste care se găsește un strat mucopolizaharidic. Ovulul nu are o membrană vitelină distinctă, așa cum se găsește la majoritatea ovulelor. În partea interioară a plasmolemei se găsesc mai multe granule corticale. În locul unde spermatozoidul vine în contact cu ovulul, plasmolema clivează în două straturi subțiri de

100 Å. Stratul exterior, care s-a numit membrană vitelină, se ridică, granulele corticale se desprind de membrana internă, evadează în spațiul perivitelin și apoi se atașează de partea internă a membranei viteline cu care formează împreună membrana de fecundare (fig. 4.4). În urma acestui fenomen, membrana plasmatică definitivă a oului fecundat, în cea mai mare parte, reprezintă stratul intern rezultat în urma clivajului plasmolemei, pe care nu se mai găsesc granule corticale. Aspectul ei papilar amintește locul granulelor, deci originea ei. Noua membrană este reacoperită cu un înveliș omogen, suplimentar, denumit strat hialin, care se dizolvă în apa de mare lipsită de calciu. Stratul hialin se pare că este re-

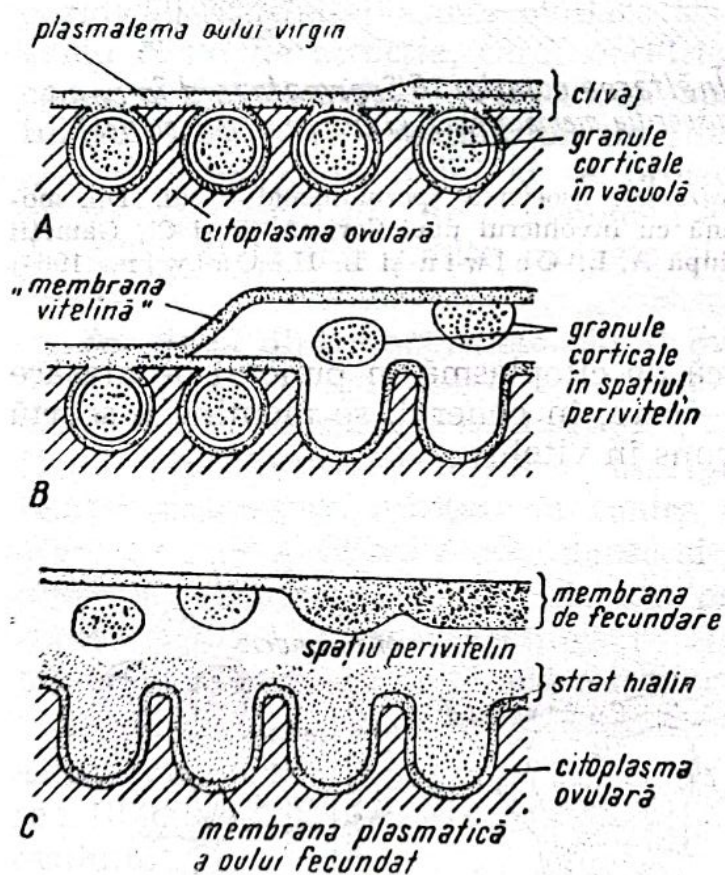


Fig. 4.4. Reprezentarea schematică a ridicării membranei de fecundare la ovulul de ursin. (Învelișul gelatinos nu este reprezentat): A — clivajul plasmolemei la un ovul virgin; B — eliberarea de granule corticale; C — granule corticale eliminate de citoplasma ovulară (după Wolpert și Mercer, 1960).

zultatul unor secreții ale citoplasmei ovulare imediat după formarea noii membrane plasmatică. Formarea membranei de fecundare se mai numește și *membranogeneză*. Realizarea ei are loc imediat după contactul dintre spermatozoid și ovul (jumătate de minut). După numai 30 de secunde se distruge membrana granulelor corticale din imediata apropiere. După aceea are loc o reacție în lanț, care se răspîndește pe cortex astfel încît reacția ajunge să cuprindă toate, sau aproape toate granulele.

Fenomenul de membranogeneză apare și la echinoderme, la peștii teleosteeni, la ciprinoizii de apă dulce, la amfibieni (în cazul cînd există granule corticale), la ascaris, la anelide, cu unele particularități. La mamifere, în momentul montei s-a observat sub membrana pellucida un spațiu perivitelin care cîștigă importanță după fecundare. Unele observații atestă existența granulelor corticale la unele mamifere și anume la ovulele de hamster auriu, șobolan, șoarece, cobai, iepure, porc etc. Granulele respective dispar în urma fecundării.

Așadar, apariția membranei de fecundare nu este un fenomen general și obligatoriu al stadiului de activare a ovulului, dar se adaugă la numeroasele schimbări fiziologice ce se produc la nivelul cortexului oului fecundat, chiar și fără nici o modificare morfologică evidentă.

4.3.3. BLOCAREA POLISPERMIEI

Deoarece după fecundare zigotul diploid are un număr de cromozomi egal cu suma cromozomilor celor doi gameți care au fuzionat, s-a conchis că fecundarea are un caracter *monospermic*, adică contopirea unui singur gamet mascul cu un gamet femel. În același timp, anumite ouă bogate în vitelus, ca cele de insecte, prezintă în mod normal o *polispermie*, dar în toate cazurile numai un singur gamet mascul fecundează ovulul, ceilalți degenerază în citoplasma ovulară. Care este cauza monospermiei? La prima vedere, se atribuie acest rol formării membranei de fecundare după pătrunderea gametului mascul în gametul femel, adică formării unei bariere naturale împotriva pătrunderii altor gameți masculi.

Dacă în ovulul uman, de vacă, scroafă sau de oaie se găsesc rar spermatozoizi supranumerari, în schimb în ovulele de șoarece, șobolan, cobai, iepure sau pisică se găsesc mulți spermatozoizi supranumerari în spațiul perivitelin. Cu toate acestea, așa cum s-a

menționat, fecundarea este tot monospermică, datorită unui blocaj ce se realizează la nivelul zonei corticale a ovulului, ale cărui întimități sînt în discuție.

Excluderea surplusului de spermatozoizi din ovulele de sturioni și teleosteeni se pare că se datorește unor caracteristici ale micropilului. Prin canalul micropilar, care este foarte îngust, trece numai cîte un spermatozoid. După ce primul spermatozoid a pătruns în citoplasma ovulului, apare în lungul canalului o substanță gelatinoasă care-i împinge afară pe ceilalți spermatozoizi, formînd un dop permanent.

La multe alge, mușchi și ferigi, oosfera fecundată se înconjoară cu un perete celular, dar nu s-a clarificat care este blocajul normal împotriva polispermiei.

În concluzie, membrana de fecundare constituie un fel de barieră care nu lasă pătrunderea masivă a spermatozoidilor în ovul, dar nu este singurul mecanism care asigură monospermia.

4.3.4. EVOLUȚIA SPERMATOZOIDULUI ÎN OVUL

Spermatozoidul își pierde, în general, mobilitatea imediat după impactul cu ovulul. Capul lui va continua în mod pasiv drumul său în citoplasma ovulară. La mamifere, o mobilitate redusă a spermatozoidului continuă și după contactul cu ovulul. Capul se atașează de membrana ovulară timp de o jumătate pînă la o oră, după care pătrunde în citoplasmă. Flagelul încă puțin unduiat, după ce traversează membrana pellucidă, urmează încet capul în citoplasmă.

Contribuția spermatozoidului la fecundare constă în aducerea unui nucleu haploid și a unei foarte mici cantități de citoplasmă care se limitează practic la piesa intermediară cu mitocondriile sale. Mitocondriile se detașează de capul spermatic și se încorporează rapid în citoplasma ovulară.

Pătrunderea completă a spermatozoidului în ovul este un fenomen foarte frecvent. Sînt și excepții. De exemplu, la viermele anelid *Nereis*, flagelul și chiar piesa intermediară rămîn în afara ovulului fecundat. La șoarecele de cîmp, la hamsterul chinezesc și la cele mai multe mamifere se observă structura flagelului în citoplasmă și chiar piesa intermediară intactă, care persistă uneori și în blastomerele oului în curs de dezvoltare.

4.3.5. FORMAREA PRONUCLEILOR

De la început trebuie să precizăm că *pronucleii* sînt de fapt nucleii celor doi gameți de sexe opuse, în care, înainte de a se uni au loc unele modificări morfologice și fiziologice care-i deosebesc de nucleii inițiali. De exemplu, nucleul gametului mascul, imediat după pătrunderea lui în citoplasma ovulară, se hidratează și se umflă, ridicînd uneori cortexul ovular ca un fals con de fecundare. Membrana nucleară, care a pierdut multe din caracteristicile ei, ca urmare a evoluției spermatozoidului însuși, dispare. În locul ei, se reface o nouă membrană, pornind de la ergastoplasma veziculară a ovulului. Nucleul gametic inițial devine astfel un pronucleu mascul, care este un nou centru important de sinteză, atestată de activitatea nucleolară. De exemplu, în ovulul fecundat de șobolancă, pronucleul mascul, imediat după formarea lui, circumscrie foarte mici nucleoli care-și măresc volumul și apoi fuzionează, formînd un singur nucleol mare (fig. 4.5). Sub tensiunea internă a membranei nucleare apar apoi alți nucleoli care se desprind de membrană. Nucleolul format prin fuzionare, adică nucleolul central, își pierde din importanță și pronucleul mascul, crescînd în volum, circumscrie pînă la 30 de nucleoli.

Evoluția nucleului spermatic și a nucleului ovarian este sincronizată sever. Acest fenomen sugerează o intervenție citoplasmatică de natură încă necunoscută.

Creșterea pronucleilor este considerabilă în raport cu nucleul

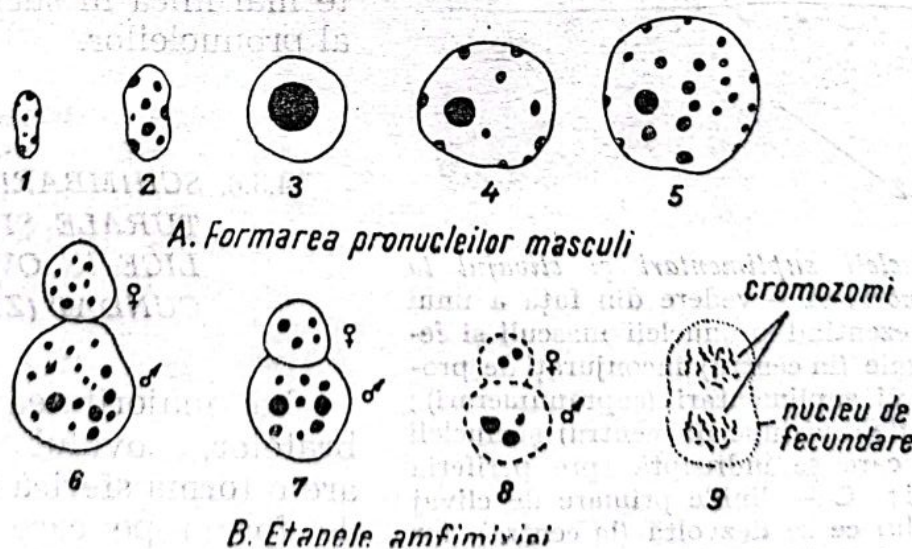


Fig. 4.5. Evoluția nucleolilor în pronuclei în cursu fecundării ovulului de șobolancă. A — evoluția nucleolilor în pronucleul mascul; B — pronuclei în curs de amfimizie (după C. R. Austin, 1961).

gameților. De exemplu, la șobolan, volumul nucleului din spermatozoid are circa 10μ cubi, în timp ce pronucleul ajunge până la 5500μ cubi, adică este mai mare de 550 de ori. Pronucleul femel de la aceeași specie, care este mult mai mic decât cel al spermatozoidului, are un volum de 2700μ cubi.

În citoplasma unor ovule apar mai mulți pronuclei. Acest fenomen este caracteristic unor angiosperme, câtorva insecte și pentru toate ovulele de reptile, păsări, urodele ș.a. Pronucleii suplimentari se datoresc spermatozoizilor în plus, care pătrund în mod normal în citoplasma ovulului. Acest fenomen este considerat ca o *polispermie fiziologică*. Când unul din pronucleii masculi se unește cu pronucleul femel, ceilalți pronuclei masculi supranumerari sînt suprimați sau îndepărtați. Suprimarea a fost foarte bine pusă în evidență la ouăle de urodele, iar îndepărtarea lor s-a observat la ouăle de păsări, la care pronucleii masculi suplimentari sînt împinși spre periferia blastodiscului, unde unii din ei induc diviziunea celulară în primele stadii de clivaj ale dezvoltării embrionului (fig. 4.6).

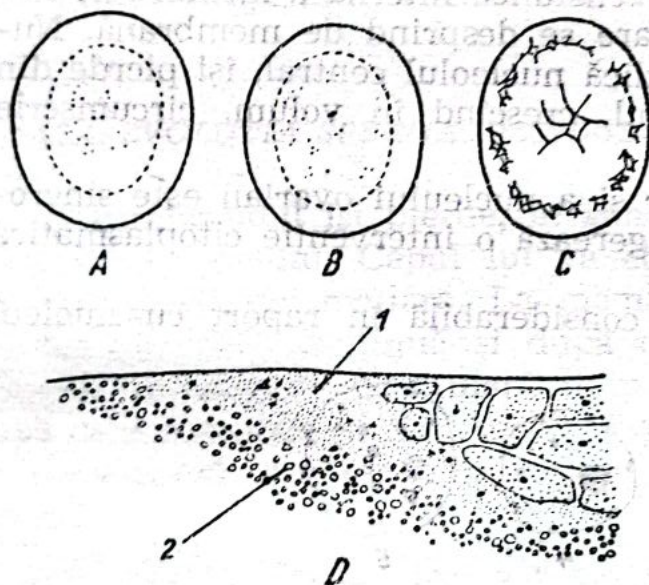


Fig. 4.6. Nucleii suplimentari și clivajul la oul de porumbel: A — vedere din față a unui blastodisc prezentînd pronucleii masculi și femeli în singamie (în centru) înconjurați de pronucleii masculi suplimentari (supranumerari); B — nucleul de diviziune (în centru) și nucleii suplimentari care se îndreaptă spre periferia blastodiscului; C — liniile primare de clivaj ale embrionului ce se dezvoltă (la centru), iar în jurul marginii blastodiscului apar clivaje accesorii; D — secțiune prin marginea blastodiscului, arătînd formarea câtorva celule și a unor nuclei liberi (1 — citoplasmă; 2 — gălbenuș) (după E. H. Harper, 1904).

Prezența ADN-ului s-a constatat la nivelul tuturor pronucleilor. Cantitatea totală de ADN nu se modifică în timpul creșterii pronucleilor, de aceea concentrația lui este mai mică în suc nuclear al pronucleilor.

4.3.6. SCHIMBĂRI STRUCTURALE ȘI METABOLICE ÎN OVULUL FECUNDAT (ZIGOT)

La majoritatea nevertebratelor, ovulul fecundat are o formă sferică indiferent de forma pe care a avut-o ovulul virgin. Această schimbare denotă o alterare a elasticității citoplasmei și a vîscozității constituentilor ei.

În momentul fecundării se produce o micșorare a ovulului între 2 și 9% la păstrăv, 19% la țipar, 13—17% la șobolan, 9% la hamster, iar la iepure nu suferă nici o reducere.

În ovul, în timpul fecundării, apare un consum de oxigen mai mare. De exemplu, ovulul fecundat de ursin consumă de 6 ori mai mult oxigen decât ovulul virgin. Apar unele aspecte noi privind metabolismul proteinelor. Astfel, ovulele nefecundate de la ariciul de mare pot folosi glucoză pentru sinteza aminoacizilor sau pot lua aminoacizii din mediu, dar au puține posibilități de a încorpora aminoacizii în proteine. Ovulele activate pot însă să încateneze aminoacizii în proteine. Enzimele implicate în sinteza proteinelor sînt la fel de active atît în ovulul virgin (înainte de pătrunderea spermatozoidului), cît și în ovulul în curs de fecundare. Se pare că frînarea sintezei proteinelor în ovulul neactivat se datorește unei stări de inhibiție a ARN-mesager sau a ribozomilor.

4.4. FECUNDAREA LA PLANTE

Din considerentele menționate la început, adică marea complexitate a fenomenului de fecundare și diversitatea formelor de realizare, la plante vom prezenta numai fecundarea la *Angiospermae*.

Polenul ajuns pe stigmat se prinde de acesta, absoarbe puternic apa, se umflă și, datorită unor substanțe stimulative secretate de stigmat, germinează. În dreptul unui por al exinei, intina iese și se alungește, formînd tubul polenic în care intră nucleul vegetativ și nucleul generativ. Tubul polenic, în mod normal, străbate stilul, ajunge în ovar, străbate celulele placentare, ajunge la funiculul unui ovul, apoi la micropil, trece prin acesta și ajunge la sacul embrionar (fig. 4.7.). În acest moment, nucleul generativ se divide în două spermatorii sau doi gameți. La unele specii, nucleul generativ se divide înainte de formarea tubului polenic. Nucleul vegetativ se resorbe. Ajuns la sacul embrionar, vîrfurile tubului polenic se gelifică, iar cele două spermatorii pătrund în sacul embrionar. Una din ele se unește cu oosfera și dă naștere la zigot, iar cealaltă spermatică se unește cu nucleul secundar al sacului embrionar și dă naștere la zigotul secundar sau accesoriu.

Sinergidele și antipodele se dezorganizează imediat după fecundare sau chiar înaintea acestui fenomen. Zigotul este diploid și din el se dezvoltă embrionul seminței, iar zigotul secundar este triploid și după ce va consuma nucela va da naștere endospermului secundar.

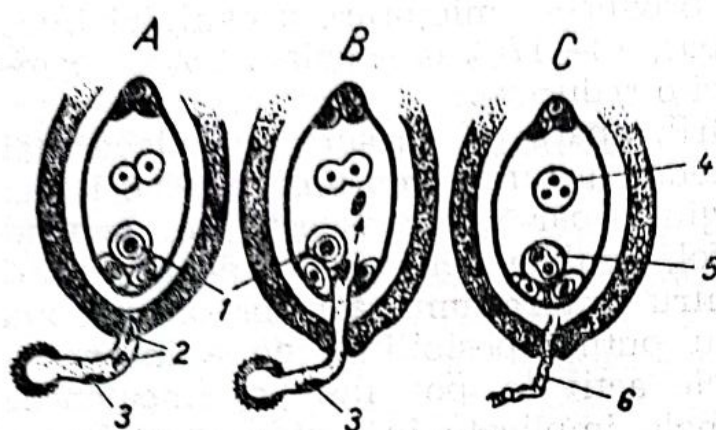


Fig. 4.7. Schema procesului de fecundare la plantele superioare (A, B, C): 1 — oosfera; 2 — nucleii spermatici; 3 — nucleul vegetativ; 4 — nucleul triploid al endospermului; 5 — zigotul diploid; 6 — degenerarea tubului polenic. Un nucleu spermatic al tubului polenic fecundază oosfera, iar al 2-lea nucleu spermatic fecundază nucleul diploid (după A. Münzting, 1967).

embrionului prezintă numai însușiri materne, pentru că se formează după fecundare.

După modul cum ajunge tubul polenic în sacul embrionar, prin micropil sau prin șalază, au apărut noțiunile de *porogamie* și *șalazogamie*. La majoritatea plantelor, tubul polenic ajunge la sacul embrionar prin micropil. La alte plante, mai puține, tubul polenic pătrunde prin șalază, mai ales la ovulele de tip atrop (ortotrope), cum are loc la alun, mesteacăn ș.a. Apar și situații intermediare numite *mezogamie*, când tubul polenic pătrunde lateral prin integumente.

Distanța parcursă de grăunciorul de polen (respectiv cele două spermatorii) de la contactul cu stigmatul și pînă la fecundarea nucleului secundar al sacului embrionar (la dubla fecundare) variază foarte mult: de la 20—30 minute la *Taraxacum kok-saghyz*, la 24 de ore la unii pomi fructiferi, iar la alte plante durează chiar cîteva zile.

4.4.1. INFLUENȚA GAMETULUI PATERN ASUPRA UNOR ORGANE MATERNE LA PLANTE

În general, în timpul procesului de fecundare are loc o asimilare reciprocă a celulelor sexuale femele și masculine. Ca și alt proces vital din organism, și fecundarea se caracterizează printr-un

dar sau albumenului, un țesut de rezervă care va servi ca hrană embrionului în primele faze de creștere.

Între constituția genetică a embrionului și a endospermului din aceeași sămînță este o strînsă asemănare, pentru că nucleii spermatici ai polenului sînt identici între ei, din punct de vedere genetic (proveniți din diviziunea aceluiași nucleu al microsporului), iar nucleul-oosferă este identic cu fiecare nucleu din cei doi care iau parte la formarea endospermului, avînd de asemenea o origine comună. La gimnosperme, țesutul primitiv al

metabolism între cei doi gameți, ceea ce face posibilă contopirea într-un singur organism a caracteristicilor aduse de cei doi gameți în procesul fecundării sau prevalarea în mod unilateral a unora dintre ei.

Multe observații arată influența preponderentă a gametului femeel asupra descendenților obținuți. În alte situații, gametul mascul exercită influențe evidente asupra țesutului matern al ovarului, al oosferei, endospermului, receptacolului sau chiar asupra întregului organism matern. Astfel de fenomene sînt cunoscute sub denumirea de xenie, metaxenie, polen-mentor, telegonie ș.a.

Xenia. Reprezintă schimbări de culoare, formă, volum, compoziție chimică etc., care apar în caracterele endospermului plantei mamă, chiar în anul hibridării, datorită acțiunii genice a spermatiei masculine asupra endospermului plantei mamă. Xenia este frecventă la porumb, cînd, de exemplu, pe știuleți cu boabe galbene apar izolat și boabe de culoare albă, roșie, violetă etc., datorită influenței polenului străin.

Dacă porumbul zaharat, cu boabe zbîrcite, se polenizează cu amestec de polen propriu și de la un soi de porumb cu boabe netede se obțin știuleți care, pe lingă boabe zbîrcite zaharate, au și boabe netede făinoase.

Xenia se explică prin procesul de *dublă fecundare* descoperit de S. G. Navașin la angiosperme. Endospermul provine din unirea unui nucleu spermatic cu nucleul secundar al sacului embrionar, care conține doi nuclei polari. În urma acestei fuzionări se formează un nucleu triploid, care, ca și embrionul, este influențat de ereditatea maternă și paternă. La embrion, cei doi părinți participă, în mod egal, la formarea nucleului triploid, forma maternă participă cu doi nuclei, iar cea paternă numai cu un nucleu. Cu toate acestea, endospermul manifestă dominant unele caracteristici paterne.

Apariția xeniei este condiționată de localizarea anatomică a culorii în bob. De exemplu, la un soi care are culoarea bobului localizată în pericarp (frecvent pentru culoarea roșie) nu apar xenii, deoarece pericarpul nu face parte din endosperm (este țesut de origine maternă). Cînd culoarea este localizată în stratul aleuronic (violacee) apar știuleți xeniați pentru că este un țesut derivat din dubla fecundare.

Apariția xenii este condiționată de aspectul dominant sau recesiv al însușirii plantei polenizatoare. De obicei, apar xenii numai cînd spermata, care participă la formarea endospermului, poartă

gene dominante. De pildă, cînd se polenizează porumb cu boabe albe, cu polen de la plante cu boabe albastre, culoare dominantă față de culoarea albă, apar xenii; cînd se face o încrucișare inversă xeniile nu apar.

În concluzie, fenomenul de xenie indică originea hibridă a știulețului, însă lipsa xeniei nu este o garanție a purității.

Metaxenia. Apare cînd influența gametului mascul se exercită nu numai asupra oosferei ci și asupra ovarului și învelișurilor lui, adică asupra fructului întreg. Metaxenia este denumită și *xenie de ordinul doi*. Fenomenul amintit a fost observat la curmal (*Nixon*, 1928; *Swingle*, 1931), la măr (*Nebel* și *Kerstsztz*, 1934), la păr (*Miatcovschi*, 1940), la piersic și pepenele galben (*Miciurin*) etc. De pildă, pepenele galben polenizat cu amestec de polen de pepene verde a produs fructe a căror coajă în interior era galbenă și moale, iar la exterior era de culoare verde-închis, lucioasă și tare.

Pentru explicarea genetică a metaxeniei s-a emis părerea că, în timpul fecundării, țesuturile organului de reproducere matern asimilează substanțele care vin împreună cu gameții masculi, astfel că întregul organ de reproducere femel este „fecundat” de celulele sexuale paterne.

Polenul ca mentor. Fenomen constatat de *I. V. Miciurin* la unele soiuri de măr partenocarpice (fără semințe) la care, cu toate că nu are loc fecundarea propriu-zisă, ovarul și pericarpul manifestă unele caractere ale soiului care a polenizat floarea respectivă. În acest caz, polenul stimulator are rol de mentor.

Telegonia. Se referă la unele cazuri cînd influența genetică a primului genitor mascul, prin spermatozoizi sau polen, se resimte și asupra descendenței ulterioare obținută cu un alt genitor mascul. Se presupune că elementele reproducătoare masculine au un efect prelungit asupra organelor de reproducere femele. Fenomenul telegoniei este destul de rar întîlnit în natură.

La nivelul cunoștințelor actuale despre natura chimică și funcțiile materialului genetic, telegonia, polenul ca mentor și metaxenia par a avea următorul mecanism genetico-metabolic probabil: spermatozoizii sînt foarte bogați în ADN, care este purtătorul informației genetice a organismului mascul. Ajuns în organismul matern, ADN-ul exogen este asimilat de unele țesuturi germinale, după felul cum are loc fenomenul transformății la bacterii, transferînd astfel informația genetică proprie la țesuturile înconjurătoare. ADN-ul asimilat, cu toate că nu se integrează în aparatul cromozomic, modifică totuși metabolismul țesuturilor în cauză.

4.5. FORME ANORMALE ȘI NEOBIȘNUTE DE FECUNDARE

Fenomenul de fecundare, descris la animale și la plante, din cauza complexității lui și a unor factori ai mediului intern sau extern, poate suferi o serie de modificări sau erori, dintre care vom descrie câteva.

4.5.1. POLISPERMIA

Este fenomenul când doi sau mai mulți gameți masculi pătrund în citoplasma gametului femel, formînd doi sau mai mulți pronuclei. Acest fenomen este cunoscut sub denumirea de *polispermie fiziologică*, care în unele cazuri (mai ales la ouăle cu gălbenuș mult) facilitează fenomenul normal de fecundare, adică fuzionarea unui singur gamet mascul cu un gamet femel. În condiții naturale, la animale, spermatozoizii supranumerari formează pronuclei din care numai unul se unește cu pronucleul femel, ceilalți pronuclei degenează. Uneori, nucleii masculi evoluează în același timp cu nucleul fecundat, ceea ce explică, de exemplu la păsări, fenomenul de mozaic. La ursin, mai mulți nucleii masculi pot fuziona cu nucleul oular, sau mai mulți nucleii masculi fuzionează între ei, ceea ce duce în cele din urmă la dezagregarea oului. Fuzionarea multiplă este un caz de *polispermie patologică*. Embrionul rezultat dintr-o fecundare polispermică este poliploid.

Polispermia poate fi *naturală* sau *provocată*. S-a indus polispermia, când ovule de arici de mare și de la unele mamifere au fost puse împreună cu suspensii dense de spermatozoizi, când s-au însămințat ovule nemature, îmbătrînite sau ovule tratate cu agenți toxici sau narcotici (nicotină, cloralhidrat și alcaloizi), sau ținute la temperaturi joase sau ridicate chiar înainte de însămințare. La mamifere, dacă împerecherea are loc într-o perioadă de oestru înaintată, adică atunci când ovulele sînt mai vîrstnice, incidența polispermiei este mai mare; ea variază de la o specie la alta și chiar la linii din cadrul aceleiași specii. De exemplu, la șobolani, frecvența polispermiei a fost de 9%, iar la porci de 10%, când fecundarea a avut loc într-o perioadă estrală înaintată, și de numai 2%, când în-crucșarea s-a făcut la începutul perioadei estrale. Ridicarea temperaturii corpului imediat după ovulație a ridicat proporția polispermiei la 34% la șobolance.

Prin fenomenul de polispermie se explică apariția animalelor ginandromorfe sau a animalelor mozaicate, de exemplu la fluturi.

Aceștia au un determinism sexual de tip Abraxas, adică masculii sînt homogametic (cu cromozomii sexuali ZZ), iar femelele sînt heterogametice (cu ZW). Uneori, în procesul de ovogeneză, la prima diviziune meiotică, cînd rezultă primul globul polar, acesta nu dispare ca de obicei ci persistă în citoplasma ovulară. După a doua diviziune meiotică, al doilea globul polar se resoarbe. Dacă primul globul polar conține, de exemplu, cromozomul sexual Z, ovulul va avea cromozomul sexual W. În procesul fecundării, cei doi nuclei femeli se vor uni cu cîte un spermatozoid cu cromozomul Z. În felul acesta vor rezulta doi nuclei de fecundare diferiți, cu ZZ și cu ZW în cadrul aceluiași zigot. Dacă individul care rezultă va supraviețui, va prezenta părți masculine, rezultate din nucleul ZZ, și regiuni femele, provenite din nucleul cu cromozomii sexuali ZW.

Polispermia apare și la plante. De exemplu, la angiosperme, în sacul embrionar pot pătrunde mai multe tuburi polenice (chiar pînă la 20), dar nu toate se deschid. Cînd mai multe tuburi se deschid și eliberează nucleii spermatici, majoritatea dintre ei degenerază. Uneori, doi dintre ei fuzionează cu oosfera. În alte cazuri, nucleii masculi suplimentari se unesc cu sinergidele sau cu antipodele dînd naștere la embrioni suplimentari.

Polispermia poate da naștere fenomenelor de poliandrie și poliginie.

4.5.2. POLIANDRIA SAU SINGAMIA POLIANDRICĂ

Este unirea a doi sau mai mulți pronuclei ai gameților masculi cu pronucleul gametului femel, dînd naștere unui embrion poliploid, care la animale este incompatibil cu o dezvoltare normală, pe cînd la plante nu constituie o piedică pentru dezvoltarea completă. Poliandria este consecința obișnuită a polispermiei la ariciul de mare, la mamifere, și consecință ocazională la angiosperme.

4.5.3. POLIGINIA

Este o fecundare în care doi nuclei femeli se unesc cu un nucleu mascul. Fenomenul este mai rar și apare cînd lipsește formarea primului sau celui de al doilea globul polar. Drept rezultat, embrionul are garnitură triplă de cromozomi. La mamifere, poliginia a fost observată mai ales la iepuri și la porci, după însămin-

țare artificială la sfârșitul perioadei oestrale. La porci, poliginia apare pînă la 20% și are o contribuție importantă la mortalitatea prenatală.

4.5.4. REFECUNDAREA

Este un fenomen înrudit cu polispermia și poliandria cînd, la cîtva timp după inițierea fecundării normale, unul sau mai mulți gameți masculi suplimentari se unesc cu gametul femel. Și aici, ca și la polispermie și poliandrie, sînt implicați doi sau mai mulți nuclei masculi, dar, în acest caz, ei sînt de vîrste diferite.

4.5.5. PARTENOGENEZA

Este fenomenul cînd un individ se dezvoltă dintr-un ovul sau oosferă nefecundată. După modul de apariție, partenogeneza poate fi:

- *Accidentală*, cînd din anumite cauze nu poate avea loc fecundarea (la fluturi, viespi);

- *Facultativă*, cum este cazul la albine, unde din ouăle fecundate depuse de matcă rezultă albinele lucrătoare sterile iar din cele nefecundate iau naștere trîntorii (masculii) fertili;

- *Ciclică sau sezonieră*, adică într-o anumită perioadă a anului femelele se reproduc prin partenogeneză, iar în altă perioadă a anului prin ovule fecundate (afide, dafnii, rotifere);

- *Permanentă*, cînd se produce în tot cursul vieții, cum este cazul la unele insecte, crustacee, pești ostracoizi etc.;

- *Nereducțională autonomă*, cînd oosfera se divide și inițiază descendenți fără o influență evidentă a polenului. Oosfera începe să se dividă înainte de a începe diviziunea celulei mamă a endospermului;

- *Pseudogamă*, cînd oosfera se divide numai după fecundarea nucleului secundar al sacului embrionar. În acest caz, grăunciorii de polen germinează pe stigmat, tuburile polenice pătrund în sacul embrionar și unul dintre nucleii spermatici se contopește cu nucleul secundar al sacului embrionar, formînd celula mamă, din care ia naștere endospermul triploid. Celălalt nucleu spermatic se apropie de oosferă fără a fuziona cu aceasta. Diviziunea oosferei începe numai după ce endospermul a ajuns la un număr mare de celule. Aceasta înseamnă că fecundarea nucleului secundar al sacului embrionar și inițierea formării endospermului au rol stimulator, de

declanșare a diviziunii oosferei și formării partenogenetice a embrionului.

Partenogeneza este un fenomen ce apare în natură, la animale și la plante, atât la speciile inferioare cât și la unele din speciile superioare. Se cunosc cazuri de partenogeneză chiar și la unele animale vertebrate: reptile, cobai, șoareci, iepuri, găini, fazani etc. La plante, se citează cazuri de reproducere prin partenogeneză la *Datura stramoniu*, *Solanum nigrum*, *Draba verna*, *Hieracium*, *Taraxacum* și altele. Partenogeneza apare cu o frecvență mai mare la plantele poliploide.

După sexul gametului din care ia naștere embrionul, partenogeneza poate fi:

— *Ginogeneză*, când spermatozoidul servește numai la activarea ovulului și nu joacă nici un rol ulterior în fecundare și nici nu contribuie la constituirea genică a embrionului. Embrionul are în celulele somatice numai jumătate din numărul de cromozomi, adică este un organism haploid. Ginogeneza apare și la unele plante superioare, la care gametul mascul (spermatic) are numai rolul de declanșare a diviziunii oosferei și formării partenogenetice a embrionului.

La unele plante cu ginogeneză s-a constatat că un nucleu spermatic pătrunde în oosferă, dar degenerază înainte de a se contopi cu nucleul oosferei. Așa că embrionul care se formează are origine partenogenetică, iar planta nou formată va moșteni numai zestrea ereditară de la mamă (oosferă).

Se pare că rolul spermatiei, în astfel de cazuri, este numai de a stimula oosfera către dezvoltarea partenogenetică. Pătrunderea tubului polenic în sacul embrionar și a nucleului spermatic în oosferă are în primul rând o acțiune mecanică, asemănătoare aceleia produse de înțepăturile pe oul de *Rana fusca*, care provoacă declanșarea diviziunii ovulelor virgine, haploide.

— *Androgeneză*, când nucleul mascul este singurul implicat în dezvoltarea ulterioară, fără nici o participare a nucleului gametului femel. În general, androgenii sînt haploizi, fără garnitura cromozomală a gametului femel. Androgeneza la plante a fost mult studiată la genul *Nicotiana*. Polenul, deși germinează pe stigmat și formează tub polenic care pătrunde în sacul embrionar, spermata nu se unește cu oosfera pentru că nucleul acesteia degenerază. În acest caz, nucleul spermatic ocupă locul nucleului degenerat, se divide și formează un embrion care seamănă cu planta tată. Plantele hibride în androgeneză prezintă numai caracteristicile plantei donatoare de polen.

La animalele hibride prin androgeneză, pe lângă fenotipul mascul, apar și caracteristici ale fenotipului femel, ceea ce atestă persistența influenței genice materne în citoplasmă.

4.5.6. FECUNDAREA PARȚIALĂ

Denumită și *pseudogamie* sau *ginogeneză*, apare atunci când, dintr-o cauză sau alta, nucleul mascul nu întâlnește nucleul femel și nu fuzionează cu el. Nucleul femel începe să se dividă fără participarea cromozomilor masculi. Nucleul mascul rămâne neschimbat și se unește cu nucleul unui blastomer din stadiul de două celule, patru celule sau opt celule. Embrionul astfel format devine în mod corespunzător un mozaic, unele celule (de obicei majoritatea) sunt haploide, iar altele sunt diploide (conțin atât cromozomi materni cât și paterni).

4.5.7. APOSPORIA

Aposporia are loc când nu are loc macrosporogeneza, iar sacul embrionar se formează dintr-o celulă a nucleei sau a integumentului fără reducerea numărului de cromozomi. Oosfera care se formează dă naștere unui embrion diploid, fără ca procesul de fecundare să fi avut loc. Aposporia, la rândul ei, poate fi:

- *Euaposporie*, când sacul embrionar ia naștere din celule vegetative ale integumentului;
- *Pseudoaposporie*, când sacul embrionar, și deci și embrionul iau naștere tot din celule vegetative, dar asemănătoare cu celulele archesporiale (exemplu la *Hieracium*).

4.5.8. APOGAMIA

Apogamia, când embrionul ia naștere din sinergide sau antipode, sau dintr-o celulă vecină sacului embrionar, și poate fi:

- *Haploidă*, când embrionul ia naștere din unul din cei cinci nuclei haploizi;
- *Diploidă*, când embrionul se dezvoltă dintr-o celulă diploidă vecină sacului embrionar. Apogamia este un fenomen rar în natură.

4.5.9. POLIEMBRIONIA

Cînd dintr-o sămînță rezultă mai mulți embrioni. Poliembrionia poate fi:

— *De gamet*, cînd embrionii suplimentari provin din sinergide sau antipode, în interiorul sacului embrionar, paralel cu embrionul rezultat din oosferă;

— *De metamorfoză*, cînd embrionii se formează din celule ale nucelei sau ale integumentelor și pătrund, în timpul creșterii, în sacul embrionar.

Poliembrionia apare frecvent la genul *Citrus*, la unele *Rosaceae*, la unele specii de *Trifolium* etc. și prezintă o *ereditate multiplă* sau *dublă* după cum gameții masculi care au participat la formarea zigotilor au fost de la mai mulți genitori masculi diferiți sau de la același genitor.

4.5.10. PARTENOCARPIA

Partenocarpia constă în formarea fructelor fără semințe, deci fără să fi avut loc fecundarea. În acest caz, plantele respective au o *ereditate simplă* și se înmulțesc pe cale vegetativă, cum sînt unele soiuri de măr, păr, prun, viță de vie, portocal, lămii, smochin ș.a.

Partenocarpia este de două feluri: — *vegetativă*, cînd fructele se formează fără nici un fel de polenizare, și — *stimulată*, cînd fructele se formează în urma stimulării stigmatului cu polen străin sau cu anumiți agenți fizici sau chimici.

4.6. SELECTIVITATEA ÎN PROCESUL FECUNDĂRII

Dintre aspectele complexității fenomenului de fecundare apare și caracterul ei preferențial, cunoscut sub denumirea de *selectivitate a fecundării*.

La toate organismele vii, unui gamet femel îi corespunde un număr apreciabil de gameți masculi. Din aceștia o parte ajung în aceeași situație favorabilă pentru a fecunda oosfera sau ovulul. Cu toate acestea, fecundarea se face numai cu un singur gamet mascul, cu cel „ales” de gametul femel. Această alegere preferențială nu trebuie înțeleasă în sens antropomorfic, ci în sensul unei interacțiuni de ordin biologic și chiar genic care se realizează între orga-

nismele femele și masculine, între gametul mascul și organele sexuale femele și în ultimă instanță între gametul femel și cel mascul.

Ch. Darwin a fost primul care a semnalat acest proces la plante și a arătat de la început că selectivitatea apare ca o necesitate a legii utilității încrucișării. Dacă nu ar fi această capacitate selectivă atunci plantele și animalele nu ar putea trage foloase în urma fecundării încrucișate. La plante, pentru fecundarea oosferei, este nevoie de un polen străin, dar nu de orice fel. Floarea distinge polenul propriu de polenul aceluiași soi, care are aceeași ereditate, dar care provine de la alte plante, datorită sensibilității extraordinare a gameților. Toate acestea, arată *Ch. Darwin*, sînt rezultatul unei adaptări a organismului prin selecție naturală.

Capacitatea selectivă a plantelor în procesul fecundării depinde de următorii factori:

— *Originea lor*, adică de condițiile de viață în care s-a format ereditatea strămoșilor apropiați. Astfel, dacă unele plante cultivate, provenite din plante sălbatice, au la dispoziție deopotrivă polen de la plante cultivate și de la cele sălbatice, vor prefera polenul de la plantele sălbatice, dînd o descendență sălbatică;

— *Conservatismul eredității*. Plantele cu ereditate zdruncinată, de exemplu hibridii, au o capacitate selectivă redusă, ele putînd să primească mai ușor și polen nespecific, favorizînd încrucișarea cu gameți de tipuri biologice diferite;

— *Vîrsta plantei*. O plantă cu cît este mai tînără cu atît capacitatea selectivă este mai redusă. Un pom în primul an de înflorire poate fi fecundat cu polenul unor specii străine, cu care de obicei nu se încrucișează niciodată cînd e matur;

— *Condițiile de mediu* în care are loc fecundarea.

Selectivitatea mai depinde de *sănătatea organismelor, locul florilor pe plantă, influența plantelor polenizatoare străine, faza de dezvoltare a stigmatului florii etc.*

Funcțiile selective în procesul fecundării sînt determinate în mare măsură de morfofiziologia stigmatului și a stilului. Între polen și pistil sînt deosebiri în ceea ce privește pH-ul, conținutul în aminoacizi, aldehide. Spre deosebire de pistil, polenul conține numeroși fermenți, vitamine, auxine etc. În țesuturile unde se găsesc tuburile polenice au loc fenomene de sinteză care duc la o creștere a conținutului în amidon, dizaharide etc. În același timp, în țesuturile în care nu au ajuns încă tuburile polenice, se produc procese de reducere a hidrocarbonaților și proteinelor pînă la monozaharide, respectiv aminoacizi, substanțe care ajută la creșterea tuburilor polenice.

O premisă importantă a selectivității este heterogenitatea polenului și a oosferelor. Uneori se înregistrează heterogenitate chiar la polenul uneia și aceleiași flori, care se manifestă prin deosebiri privind pH-ul, punctul izoelectric, conținutul în aminoacizi, compuși sulfhidrici, peroxidaze, citocromoxidaze etc.

Interacțiunea dintre grăunciorii de polen constituie unul din aspectele fiziologice importante ale fecundării selective la plante. Experiențele făcute de *R. Saveli* și *C. Caruso* la tutun, *L. G. Ariutiunova* și *G. I. Guleanov* la bumbac și de alți biologi au demonstrat că între grăunciorii de polen de pe același stigmat are loc o stimulare reciprocă. În timpul germinării, grăunciorii de polen secretă anumite substanțe, al căror chimism diferă în funcție de proveniență.

Cînd se face polenizare cu amestec de polen, provenit de la diferite soiuri sau specii, se observă o influență reciprocă între grăunciorii de polen, care poate duce la favorizarea germinării lor.

Pe baza acestor cercetări s-au emis cîteva ipoteze prin care se explică manifestarea selectivității la fecundarea plantelor autogame.

Conform unei ipoteze, la plantele autogame efectul nociv al autofecundării îndelungate este înlăturat deoarece, din cînd în cînd, are loc și polenizarea încrucișată, chiar și la plantele cleistogame. Unii biologi explică același fenomen prin acțiunea mentorială a amestecului de polen heterogen în autopolenizare.

Conform altei ipoteze, la plantele autogame s-ar produce o anumită diferențiere a elementelor sexuale și în primul rînd a polenului, sub acțiunea factorilor climatici, edafici, biocenologici etc. În felul acesta vitalitatea poate fi mărită fără concursul polenului heterogen.

În cazul fecundării selective se moștenesc, de regulă, caracteristicile materne. Utilitatea biologică a însușirilor care se moștenesc poate să coincidă sau nu cu utilitatea lor economică. De exemplu, procentul de zahăr la sfeclă, procentul de ulei la plantele oleaginoase, florile involte, obezitatea la porc etc. sînt caracteristici utile pentru om și neutile din punct de vedere biologic pentru organismele respective. Astfel de caracteristici s-ar pierde dacă s-ar satisface utilitatea biologică a selectivității și ar înceta selecția. Uneori, utilitatea însușirilor care se moștenesc în cazul fecundării selective poate să coincidă cu cea economică. De pildă, prin asigurarea unei polenizări libere se realizează la unele plante rezistența la ger, o înfrățire puternică, mărirea producției, mărirea calității produselor etc. (îndeosebi la plantele alogame).

Problema selectivității polenului la fecundare, pe lîngă importanța teoretică, are și o mare importanță practică în munca de ameliorare și producere de semințe la plantele agricole.

4.7. ACTIVITATEA GENICĂ ÎN PROCESUL FECUNDĂRII

Fecundarea se caracterizează printr-o sinteză imediată de ADN cromozomal. Aceasta înseamnă că în citoplasma ouălor fecundate există o ADN-polimerază activă, cu care se sintetizează ADN, și că ADN-polimeraza citoplasmatică trece în nucleu odată cu fecundarea; acest aport continuă în tot timpul diviziunii. De aici se poate conchide că citoplasma controlează diviziunile blastomerelor.

A. Monroy (1960) a descoperit că sinteza proteinelor crește mult mai brusc, cu toate că ADN-ul nu se sintetizează în urma fecundării. După M. Varo (1976), această sinteză a proteinelor trebuie privită numai ca o „traducere” și nu ca o „transcripție”, deoarece ea are loc și în ouăle activate partenogenetic. Deoarece sinteza proteinelor nu începe decât după fecundare, înseamnă că este oprită de un mecanism de control. Un astfel de mecanism poate consta, probabil, în mascarea ARN-m; blocarea ribozomilor cu proteine, blocare care îi împiedică să se combine cu alți ribozomi pentru a forma polizomi; incompatibilitatea ribozomilor de a se combina cu ARN-m matern; prezența unui inhibitor solubil; lipsa activității aminoacil-ARN-t-sintetazei; lipsa factorilor de inițiere a lanțurilor polipeptidice ș.a.

După prima diviziune mitotică a zigotului reîncepe sinteza ARN-m și formarea unor noi „populații” de ribozomi. Tipurile de ARN-m sînt identice cu cele din ouăle nefecundate. Vechii polizomi sînt folosiți pînă spre sfîrșitul stadiului de blastulă, cînd apar alte tipuri de ARN-m.

S-a stabilit, de către M. Crippa, că ARN-m existent înainte de fecundare, ca și cel format în timpul diviziunilor mitotice, formează polizomi funcționali cu ribozomii formați în oogeneză. Între stadiile de blastulă și gastrulă, transcripția ARN nuclear este mai mică decât replicarea ADN, ceea ce duce la o scădere a procentului de ARN/genom. ARN-m format în perioada diviziunilor mitotice servește, pînă la gastrulație, la formarea fusurilor și asterilor diviziunii celulare.

După H. Denis (1971), genele, care sînt active în perioada gastrulației, sînt diferite de acelea care au funcționat în timpul oogenezei și au produs ARN-m (complementar ADN) în ovulul matur și în timpul diviziunii mitotice. Unele gene, care sînt active în etapa gastrulației, sînt active și după aceea, în continuarea procesului de dezvoltare, în timp ce alte gene își încetează activitatea. De exemplu, ARN-m, care se sintetizează la începutul gastrulației, funcționează numai cîteva ore, pentru ca la mijlocul gastrulației să-și înceteze activitatea. Aceasta înseamnă că sînt gene cu o activitate tranzitorie.

Derepresia genelor în anumite regiuni ale embrionului a fost semnalată de *D. Curtis* (1960), care a demonstrat că morfogeneza formării buzei dorsale a blastoporului și inducția neurală sînt controlate de cortexul dorsal. Același autor este de părere că dacă citoplasma corticală controlează dezvoltarea într-o anumită perioadă, aceasta o face prin intermediul nucleilor. Orice leziune a plasmolemei produce anomalii în diviziunile mitotice cum sînt pluricentria și aneuploidia, adică o perturbare puternică a genomului, care adesea este letală.

Cu toate rezultatele obținute pînă în prezent, privind influența citoplasmei asupra genelor, care stă la baza diferențierii embrionare, această problemă fundamentală rămîne încă deschisă pentru cercetările viitoare.

4.8. FECUNDAREA SOMATICĂ (TRANSPLANTAREA NUCLEARĂ)

Nucleul de fecundare (zigotul) este singurul capabil să inițieze dezvoltarea embrionară. Prin tehnici adecvate s-a reușit să se obțină embrioni din nuclei somatici. De aceea, unii autori au numit fenomenul „fecundare somatică”. Experiențe în acest sens s-au făcut cu ouă virgine de amfibieni cărora, după activare, li s-a extras nucleul sau a fost inactivat prin iradiere. În ovulul anucleat s-a introdus un nucleu prelevat dintr-o celulă somatică (cu $2n$ cromozomi) de la un embrion, în primele faze de dezvoltare.

La broasca *Rana pipiens*, *Briggs* și *King* (1952) au transplatat în ovule anucleate nuclei prelevați în stadiu de blastulă de la xenopus (o altă specie de broască), de la axolot și pleurodele. Ovulul gazdă s-a dezvoltat normal dînd naștere la larve viabile. Cînd prelevarea nucleilor s-a făcut de la embrioni mai în vîrstă, rezultatele au fost foarte slabe sau nule. De aici rezultă că nucleul somatic transplatat are aceeași potențialitate ca și nucleul rezultat în urma fecundării. Mai mult, prin transplantare nucleară se pot crea hibrizi între specii. De exemplu, geneticianul *Humphrey* a încercat să obțină hibrizi viabili între axoloți normali și salamandre — albinos. Rezultatele au fost inițial nule, pentru că embrionii nu supraviețuiau. Prin transplantare nucleară a reușit în cele din urmă. Procedînd astfel, cînd embrionii hibrizi au fost suficient de dezvoltați i-a sacrificat și a extras numai celulele din care urmau să se diferențieze gonadele. Pe acestea le-au transplatat într-un axolot, care a fost supus aceleiași operații. Prin aceasta s-au transferat numai viitoarele gonade ale unui embrion care nu putea să ajungă la ma-

turitate deplină. În urma acestui procedeu au rezultat axoloți normali, cu gonade străine, adică gonadele hibridului salamandro-axolot. Prin numeroase încrucișări succesive cu axoloți și prin selecția caracterelor albinos s-a obținut, în cele din urmă, o linie axolot care era homozigotă pentru genele albinos, gene care inițial aparțineau salamandrei-albinos.

4.9. TRANSFERUL DE OVULE FECUNDATE DE LA UN ANIMAL LA ALTUL

Ideea a aparținut inițial lui W. Heape, care la sfârșitul secolului al XIX-lea și începutul celui actual a transplanta ovule fecundate de la o iepuroaică din rasa Angora la o iepuroaică din rasa Marele belgian. Acesta din urmă (animalul receptor) a născut pui din rasa Angora. În ultimul timp, transferul de embrioni a devenit o tehnică curentă în zootehnie (la oi, vaci, porci) în scopul de a obține dintr-un cuplu cu mare valoare economică, într-un timp scurt, cât mai mulți descendenți. Deoarece mamiferele mari produc, periodic, un singur ovul (cu toate că rezervele de ovogonii sînt foarte mari) s-au găsit procedee de a induce superovulația și anume cu ajutorul hormonilor hipofizari care controlează gonadele, numiți *gonadotrofine*. Cu ajutorul lor o vacă poate produce simultan cîteva zeci de ovule.

Un ovul fecundat *in vivo* este transferat în uterul unei mame adoptive. Sau se recoltează un ovul care se fecundează *in vitro* și apoi se transplantează. Pentru că uneori zigotii trebuie transportați la distanțe mari s-a pus problema găsirii unui incubator. Experiențele au dovedit că ovulele fecundate pot fi transportate foarte bine în trompele unei iepuroaice.

În concluzie, transferul de ovule fecundate prezintă multiple avantaje științifice și economice: crește numărul descendenților; se reduce intervalul între generații (o vițea poate fi donatoare de ovule la vîrsta de numai trei luni); se pot verifica relativ rapid calitățile genice ale unui animal; se realizează fătări multiple; se poate diferenția mai clar rolul eredității și al mediului în manifestarea genotipului; embrionii valoroși pot fi păstrați inactivi zile sau chiar ani prin congelare și treziți la viață în momentul cînd avem nevoie de ei.

Transplantul de embrioni s-a realizat și la om cu rezultate pozitive, dar fără a urmări menționatele obiective. La om, s-a aplicat și probabil se va continua în cazuri cu totul excepționale. Pînă acum

practic s-a rezumat la cazurile cînd femeia avea ovulație, dar fecundarea nu se putea produce pentru că trompele erau blocate sau fecundarea nu avea loc, uterul fiind anormal, sarcina nu se putea dezvolta în condiții normale. O generalizare a transplantului de embrioni la om ar avea consecințe din cele mai grave, periclitînd însăși existența speciei.

4.10. FECUNDAREA IN VITRO

Fecundarea ovulelor la animale poate avea loc în afara corpului animalului sau în interiorul lui. În prima categorie se cuprind multe specii acvatice care depun ouăle în mediul înconjurător extern unde urmează să fie apoi fecundate. În aceste cazuri, gameții sînt adaptați pentru a fi viabili și funcționali în mediul extern. La majoritatea animalelor, fecundarea este internă. Spermatozoizii trec din corpul masculului în corpul femeiei fără a fi expuși condițiilor externe. La multe specii din această categorie s-a demonstrat experimental că este posibilă și o fecundare *in vitro*, ca de exemplu la anelidul *Platynereis*, moluștele *Ensis*, *Teredo* și *Loligo*, precum și la tunicierul *Botrillus*. Dintre mamifere s-au obținut rezultate pozitive numai la iepure și hamsterul auriu. La iepure, spermatozoizii au fecundat *in vitro* numai cînd au fost prelevați din uterele de animale împerecheate. S-a încercat și la altele animale, dar embrionii s-au dezvoltat în afara mediului extern o perioadă foarte scurtă. De exemplu, embrionii de șoarece trăiesc pînă în momentul în care inima începe să le bată, apoi mor. Supraviețuirea lor este condiționată de existența unui placent artificial, similară cu cea naturală. În acest domeniu mai sînt multe de făcut, dar nu este exclus să fie realizabile.

La plante, s-au obținut unele rezultate promițătoare în ceea ce privește polenizarea, fecundarea și dezvoltarea semințelor *in vitro*. Pentru aceasta, funcție de specia cu care s-a experimentat, s-au conturat cîteva principii și metode de lucru dintre care vom menționa cîteva.

În primul rînd trebuie ca grăunciorii de polen și oosfera utilizată în acest scop să se găsească în stadiul optim de fecundare.

Să se utilizeze medii de cultură adecvate pentru germinarea și creșterea tubului polenic, pentru dezvoltarea oosferelor după fecundare și creșterea și maturarea semințelor ce se formează.

Polenizarea se poate efectua prin depunerea polenului pe stigmatul pistilului, detașat în prealabil împreună cu ovarul și pedicelul (cînd există). După aceea, pistilul polenizat este implantat pe un mediu nutritiv cu agar. Această metodă se aplică în cazul cînd polenul prezintă compatibilitate, ca de exemplu la *Nicotiana rustica* (S. P. Rao, 1965; S. P. Rao și S. N. Rangaswamy, 1972), la *Petunia violacea* (R. K. Shivanna, 1965) și la *Antirrhinum majus* (V. S. Vsha, 1965).

O altă metodă constă în polenizarea oosferelor izolate sau a oosferelor cu mici porțiuni de placentă. Acest procedeu a fost folosit de K. Kanta și colab., în 1962, la *Papaver somniferum*, specie la care pistilul este lipsit de stil și astfel lungimea tubului polenic de la stigmat la oosferă este mică. Plasarea polenului direct pe oosfere excizate se aplică la speciile de plante la care s-a constatat o incompatibilitate polenică, din cauză că tubul polenic nu este crescut suficient și deci nu pătrunde în oosferă. M. Zenkteler, G. Melchers (1978) au obținut, prin acest procedeu, hibrizi între specii diferite (*Nicotiana tabacum*, *Hyoscyamus niger*, *Petunia hybrida*, *Melandrium album*).

Succesul ambelor metode depinde de vîrsta explantului, de particularitățile morfologice ale oosferelor, de germinarea polenului, de creșterea corespunzătoare a tuburilor polenice pentru a asigura astfel pătrunderea spermatiilor în oosferă și nucleul secundar al sacului embrionar, adică realizarea dublei fecundări. Pe lângă acestea se impune realizarea unor medii de cultură adecvate.

În concluzie, metoda polenizării și fecundării *in vitro* are o largă aplicabilitate pentru învingerea autoincompatibilității sexuale și a incompatibilității sexuale interspecifice și intergenerice, ceea ce permite crearea de hibrizi între plante care aparțin la specii și genuri diferite, hibrizi care uneori sînt foarte necesari în procesul de ameliorare a plantelor.

Se întrevește posibilitatea creării de hibrizi între gimnosperme și angiosperme, fapt ce va contribui, între altele, la elucidarea originii plantelor cu flori. Prin polenizarea și fecundarea *in vitro* se pot obține plante haploide din ovule cultivate *in vitro* și nefecundate. De exemplu, D. Hess și G. Wagner (1974) au obținut plante haploide din ovulele cultivate *in vitro* de la specia *Mimulus luteus* cu polen de la *Torenia fournieri*.

Aplicabilitatea în practică a acestei metode se va contura mai precis în urma altor rezultate experimentale de viitor.

4.11. FEROMONII SEXUALI

La animale, și îndeosebi la insecte, întâlnirea partenerilor sexuali fiziologic apti de copulație nu se face la întâmplare ci din contră datorită unor mecanisme complexe de emisie-recepție, prin care se realizează adevărate schimburi de informație la distanță. Aceste mecanisme de comunicare au o importanță ecologică deosebită și sînt, cu foarte mici excepții, numai intraspecifice, ceea ce permite reperarea precisă a indivizilor răspîndiți în habitat. Mecanismele pot fi de natură fizică (unde sonore, electromagnetice) și de natură chimică. Acestea din urmă sînt considerate ca avînd o importanță preponderentă, de aceea sînt și mai bine studiate.

Substanțele care mijlocesc atracția între sexe la insecte fac parte dintr-o mare categorie de substanțe biologic active, numite *feromoni*. Ei determină echilibrul și stau la baza comportamentului unor colonii, adică la baza activității lor de grup. Feromonii se comportă ca un *mesager chimic între indivizi*, în timp ce hormonii sînt un *mesager chimic între țesuturi*. Deci, feromonii sînt niște substanțe emise de un individ și recepționate de un alt individ din aceeași specie, provocînd, acestuia din urmă, o reacție specifică. Cînd reacția este o acțiune, substanța face parte din categoria *feromonilor de acțiune*, iar cînd provoacă o modificare în biologia individului receptor, face parte din categoria *feromonilor de amorsare*.

Feromonii sexuali sînt feromoni de acțiune. Ei determină atracția unui sex de către celălalt, apropierea celor doi indivizi și comportamentul precopulator al acestora. Adesea, femela este cea care emite feromoni iar masculul este receptorul. Sînt și cazuri cînd masculii sînt emițători și femelele receptori. Atracția sexuală, datorită feromonilor sexuali, s-a pus în evidență la pești, la unele animale carnivore și îndeosebi la insectele care trăiesc în colonii, cum sînt albinele, termitelile ș.a.

M. Jacobson (1965) și R. Rahn (1970) au găsit că din cele 199 de specii de insecte la care atracția sexuală se datorește feromonilor sexuali, majoritatea sînt Lepidoptere, celelalte ordine fiind mult mai slab reprezentate: 17 specii de Coleoptere, 17 specii de Hymenoptere, 10 specii de Orthoptere, 4 specii de Diptere și 2 specii de Isoptere.

Pentru a exemplifica modul de acțiune și efectele unor feromoni, este suficient să amintim particularitățile feromonului emis de matca unei colonii de albine, cunoscut și sub denumirea de „miros regesc” sau „substanță regească”.

Prezența mătci într-un stup provoacă o serie de reacții la albinele lucrătoare: le grupează în cadrul familiei, inhibă dezvoltarea

ovarelor, împiedică construirea de noi loje (celule) speciale pentru formarea de noi mătci, determină lucrătoarele să construiască numai faguri de ceară cu alveole normale. Când se îndepărtează matca dintr-un stup, apar comportamente neobișnuite la albinele lucrătoare: devin foarte agitate, schimbă imediat locul unor larve tinere și le pun în loja mătci; dacă stupul este puternic și nu are larve tinere, anumite lucrătoare își dezvoltă ovarele. Acestea însă nu pot fi fecundate, de aceea depun numai ouă virgine. Cadavrul unei mătci care a fost fecundată menține multă vreme puterea de atracție asupra albinelor lucrătoare, inhibând dezvoltarea ovarelor. Când s-au prezentat albinelor părți din cadavrul mătci (cap, torace sau abdomen) s-a constatat că, capul a exercitat cea mai mare influență, mai mică toracele și foarte mică abdomenul. Studiile anatomice au dovedit că feromonul este secretat și stocat în glandele mandibulare. Stimulul este de ordin olfactiv, feromonul fiind recepționat de antenele albinelor lucrătoare. Lucrătoarele, cărora li s-au suprimat antenele, au devenit indiferente față de matcă și au dezvoltat ovare normale.

O matcă tânără virgină devine atractivă după câteva zile. Atracția optimă apare după 10 zile de la ecloziune. Matca devine foarte atractivă când are în jurul ei în colonie mai multe lucrătoare. Se pare că prin aceasta i se asigură o abundență de hrană, ceea ce o face capabilă să producă o cantitate mai mare de feromon specific. De la descoperirea, izolarea și identificarea de către *Butenandt* și colab. (1961) a primului feromon sexual, cel al fluturelui de mătase (*Bombyx mori*), s-au făcut eforturi mari pentru indentificarea și sintetizarea feromonilor altor specii de insecte. Scopul acestor investigații este aplicarea feromonilor la combaterea unor dăunători ai plantelor agricole.

Folosirea feromonilor naturali și în special a celor sintetici prezintă avantaje deosebit de importante față de combaterea chimică prin faptul că: nu poluează mediul; sînt substanțe foarte specifice (rareori au acțiune asupra a două sau mai multe specii), așa că afectează foarte puțin ecosistemele naturale; sînt activi în cantități foarte mici; se pot folosi în exclusivitate sau în complex cu alte măsuri de combatere; introducerea feromonilor în metodologia de prognoză și avertizare dă posibilitatea depistării unor noi dăunători, precizarea momentului apariției și a momentului aplicării tratamentelor, ceea ce mărește eficiența și economicitatea lor.

Combaterea directă a unor dăunători cu ajutorul feromonilor sexuali urmărește reducerea totală sau cel puțin parțială a numărului de femele fecundate într-un anumit habitat (împiedicarea împerecherilor). În acest scop se aplică două metode: folosire de capcane,

cu feromoni naturali sau sintetici, care extrag în masă masculii din populația naturală înainte de împerechere, sau impregnarea atmosferei din suprafața care trebuie să fie protejată cu feromoni pentru dezorientarea masculilor, punându-i în imposibilitatea de a mai repera și fecunda femelele virgine.

În literatura de specialitate este citat, printre multe altele, cazul fluturului *Laspeyresia pomonella*, care a produs așa de multe pagube în producția de mere în SUA (sute de milioane de dolari anual) încât unii fermieri disperați au preferat abandonarea a sute de hectare de pomi fructiferi din cauza pagubelor materiale foarte mari. Insectele își depun ouăle pe flori și larvele se dezvoltă în interiorul fructului. Au 2—3 generații pe an, iar perioada în care ar putea fi atacate cu insecticide este în total de 10 zile. Această perioadă atât de scurtă nu se poate calcula exact, ea fiind dependentă și de variațiile mediului exterior. În anul 1966, s-a izolat feromonul secretat de femelă care atrage fluturii masculi. Pentru aceasta s-a elaborat o tehnică foarte simplă: în interiorul unui cilindru de carton se aplică un adeziv și se pun 10 fluturi femele într-o cușcă. Cilindrul se agață la 2—3 m depărtare de sol, ceea ce face ca masculii să fie atrași de feromonii sexuali emiși de femele și captivat prin lipirea lor de interiorul cilindrului. În acest caz, necesarul de insecticide s-a redus cu cel puțin o treime. După cinci ani de aplicare a acestei metode a apărut inconvenientul că nu se mai găseau suficiente femele pentru momeală. Sintetizarea feromonului respectiv și aplicarea lui pe interiorul tubului a dat aceleași rezultate fără „femele momeală”.

Feromonii sintetici cunoscuți pînă în prezent, care stau la dispoziția agriculturii, sînt o dovadă a spectrului larg al insectelor dăunătoare care pot fi combătute biologic, chiar în contextul luptei pentru păstrarea echilibrului biologic.

Rezultatele obținute pînă în prezent, deși sînt modeste, prezintă totuși mare interes și perspectivă, ceea ce-i face pe specialiști să considere feromonii ca pesticidele viitorului sau „a treia generație de pesticide” (Ghizdavu și colab. 1983), incontestabil cele mai eficiente și mai lipsite de toxicitate.

CAPITOLUL V

DETERMINAREA SEXELOR

Determinarea sexelor este procesul care hotărăște sexul zigotului. Această problemă ca și altele ce privesc diferențierea sexului în ontogeneză, modul de transmitere și preocuparea pentru dirijarea lui, au fost în atenția oamenilor din toate timpurile. De aceea nu au lipsit nici încercările de a explica într-un fel sau altul de ce, de pildă, un nou-născut poate să fie băiat sau fată sau de ce seamănă cu mama sau cu tata, de ce există, la majoritatea organismelor, un număr aproximativ egal de masculi și femele etc.

Unele teorii fanteziste considerau că sexul este determinat de „puterea“ sexului părinților, sau de „sămînța“ din testicule: din cel drept producîndu-se masculi iar din cel stîng femele, de unde și recomandări de îndepărtarea unui testicul pentru a obține sexul dorit.

Dezvoltarea unor ramuri ale biologiei, cum sînt embriologia, citologia și îndeosebi genetica, au făcut ca studiul sexului, sub diferitele lui aspecte, să devină o problemă de biologie generală, cu deosebită importanță teoretică și practică. Complexitatea problemelor privind determinarea și diferențierea sexuală, a generat în continuare noi și multe teorii, care au făcut și constituie încă obiectul unor controverse și, în același timp, al unor ample cercetări. De la început, avizăm cititorul că nu ne propunem să prezentăm diferențele teorii care au încercat în timp să explice determinarea sexelor, în primul rînd pentru că numărul lor depășește cifra de 500 și în al doilea rînd pentru că multe din ele nu mai prezintă nici un interes și nu au nici o perspectivă.

În general, se acceptă astăzi că determinarea sexului poate fi *progamică*, *epigamică* sau *singamică*.

Determinarea progamică a sexului are loc atunci cînd sexul zigotului este „predestinat“ încă din timpul maturării gametului femel, deci înainte de fecundare. De exemplu, viermele *Dynophilus* are două tipuri de ovule, mari și mici, rezultate în urma distribuirii

neegale a citoplasmei în procesul de ovogeneză. După fecundare, din ovulele mari se dezvoltă numai femele, iar din ovulele mici numai masculi. Astfel de cazuri sînt foarte puține în natură.

Determinarea epigamică a sexului, cînd sexul este determinat după fecundare, în procesul de dezvoltare individuală imediată a indivizilor. Zigotul, în acest caz, este fără sex. Determinarea sexului se hotărăște de către influențele ulterioare pe care le exercită mediul înconjurător în timpul dezvoltării embrionare sau postembriolare. De exemplu, nematodul parazit *Paramermis contorta*, cînd se găsește singur este întotdeauna de sex femel, iar cînd paraziții se găsesc în grup, sînt în majoritate masculi. Larvele viermelui de mare *Bonellia viridis*, care se dezvoltă pe trompa maternă, devin masculi, iar cele care se dezvoltă liber în apa de mare devin femele.

Determinarea singamică a sexului, cînd sexul se determină în momentul fecundării, ca rezultat al fuziunii celor doi gameți. De exemplu, gemenii identici sau monoovulari iau naștere din același ovul fecundat, care la un moment dat se divide în două celule. Din fiecare celulă se dezvoltă apoi cîte un individ normal de același sex, ceea ce dovedește că sexul a fost determinat în momentul fecundării.

Mecanismul de determinare a sexului, privit prin prisma celor trei tipuri esențiale, constituie încă obiectul unor controverse. Dintre teoriile cele mai viu discutate privind determinarea sexului sînt două, și anume: *teoria cromozomală* care susține că determinarea naturii sexului este strict genotipică, și *teoria metabolică* care, în opoziție cu teoria anterioară, consideră că determinismul sexual prin acțiunea condițiilor de mediu are un rol hotărîtor față de determinismul genotipic, pentru că în unele împrejurări, prin acțiunea lor, se poate schimba însăși natura genotipică a sexualității.

5.1. TEORIA CROMOZOMALĂ A DETERMINĂRII SEXELOR

Teoria cromozomală a determinării sexelor consideră că sexul este determinat genetic în momentul fecundării ovulului, adică este o determinare de tip singamic. Conform acestei teorii, sexul se determină în mod exclusiv de anumiți cromozomi care se găsesc în nucleii gameților.

Primele informații cu privire la rolul cromozomilor în determinarea sexului au fost furnizate de citologul german *H. Henking*. În anul 1891, el a descoperit că insectele din genul *Pyrrhocoris* au două tipuri de gameți: jumătate au niște formațiuni nucleare deosebite, pe care le-a denumit X, iar cealaltă jumătate din numărul gameților

nu posedă structura nucleară respectivă. Pe baza acestei constatări a făcut unele referiri privitoare la diferențierea genetică a sexelor.

În anul 1902, C. E. McClung, pe baza unor observații citologice efectuate la diferite specii de lăcuste, a descoperit că la *Locusta viridissima*, femelele au o formațiune nucleară (un cromozom suplimentar), care la masculi nu se găsește. Mai târziu, s-a constatat că acel cromozom „accesoriu” sau corpusculul X, nu este altceva decât un cromozom care apare în plus la femele, avînd $2n = 32$ de cromozomi, iar la masculi lipsește, de aceea au $2n = 31$ de cromozomi. C. E. McClung conchide că raportul dintre femele și masculi este aproximativ de 1:1 în fiecare generație și că elementele determinante ale sexului sînt localizate în acel cromozom „accesoriu”, heterocromatic care apare numai la jumătate din numărul spermatozoizilor, fiind absent în restul spermatozoizilor. El a crezut că numai acei circa 50% din gameții masculi conțin acel cromozom al sexualizării, gameții femeli fiind lipsiți de acești cromozomi accesorii. Așa după cum s-a dovedit ulterior, această ultimă afirmație a lui McClung a fost eronată.

În anul 1905, E. B. Wilson și W. N. Stevens au arătat că acei cromozomi accesorii sau ai sexului sînt prezenți atît la organisme masculine cît și la cele femele. Experimentînd pe insecte din genul *Protenor* s-a făcut remarcă că femelele au $2n = 14$ cromozomi, din care doi cromozomi sînt cromozomi ai sexului, iar masculii au $2n = 13$ cromozomi, din care numai un cromozom are calitatea de a determina sexul. Urmărind ovogeneza și spermatogeneza la aceste insecte s-a constatat că gameții femeli au 7 cromozomi, din care unul al sexului, iar dintre gameții masculi, circa 50% au tot 7 cromozomi, din care un cromozom al sexului, iar restul de 50% au numai 6 cromozomi, lipsind cromozomul sexului. Același fenomen s-a observat și la specia *Anasa tristis*, la care femelele au $2n = 22$ de cromozomi iar masculii au $2n = 21$ de cromozomi.

Paralel cu descoperirea citologică a cromozomilor sexului de către E. B. Wilson și W. N. Stevens, în 1907, C. Correns a descoperit că la anumite plante, oosferele sînt, din punct de vedere sexual, de același tip, în timp ce grăunciorii de polen sînt de două feluri, în număr egal. Cînd un grăuncior de polen de un anumit tip fecundază o oosferă apar plante de sex femel, iar cînd o oosferă este fecundată cu celălalt tip de polen apar plante de sex mascul. Cele afirmate de C. Correns amintesc de backcrossul mendelian, unde un organism heterozigot, în cazul nostru cel de sex mascul, produce două feluri de gameți care fecundază un organism femel homozigot

recesiv, care produce gameți de același fel. În urma unei astfel de fecundări rezultă 50% homozigoți și 50% heterozigoți.

Anterior celor descoperite de cercetătorii amintiți, ca și de alții după aceea, s-a stabilit, pe baza a numeroase date statistice, că numărul de indivizi masculi și femeli din cadrul unei specii este, în general, aproximativ egal. De pildă, procentul indivizilor de sex mascul la câteva specii de animale este: la om 51%, la cornutele mari 50—51%, la măgar și la ovine 49%, la ciini 56%, la rațe, porumbei și șoareci de 50% etc. Deci segregarea indivizilor după sex variază în jurul raportului de 1 : 1. Același raport apare și la plantele dioice.

Odată constatat acest fapt, pe baza unor simple observații și interpretări statistice, s-a pus problema stabilirii cauzelor care determină raportul amintit. Pentru aceasta, prin analogie, s-a pornit de la un caz simplu. Se știe că în urma monohibridării de tip Zea între *Mirabilis* cu flori roșii (AA) și *Mirabilis* cu flori albe (aa), în F_1 au apărut numai indivizi de culoare roz care poartă cuplul de alele Aa. Când hibrizii din F_1 , cu genomul heterozigot Aa, au fost încrucișați cu o plantă de *Mirabilis* cu flori albe, cu genomul homozigot recesiv aa (adică s-a efectuat un backcross), în descendență (B_1) au apărut 50% plante cu flori roz (Aa) și 50% plante cu flori albe (aa), adică un raport de segregare de 1 Aa : 1 aa.

Pornind de la acest exemplu s-a dedus originea numărului egal de indivizi masculi și femeli, presupunând, prin analogie, că unul din sexe este heterozigot (heterogametic), iar celălalt sex este homozigot (homogametic). Aceste presupuneri și-au găsit confirmarea în cercetările cariologice care au stabilit că unul din sexe este *homogametic* (produce gameți de același fel), iar celălalt sex este *heterogametic* (produce gameți de două tipuri în raport egal), din cauza existenței unor cromozomi „accesorii” sau „speciali”, numiți *cromozomi sexuali* sau *heterocromozomi*.

La animale, ca și la plante, la sexul homogametic, cei doi cromozomi sexuali perechi sînt omologi, deci egali între ei și se notează cu XX sau ZZ. La sexul heterogametic, cei doi cromozomi sexuali omologi adesea sînt inegali și se notează XY sau ZW sau cu XO, cînd cromozomul Y sau W lipsește. În gametogeneză, sexul cu formula XX sau ZZ formează gameți de același fel (numai cu cromozomii sexului X sau Z), iar celălalt sex, cu formula XY, XO, ZW, ZO, produce două feluri de gameți: cu X și Y sau X și O sau cu Z și W sau Z și O.

5.1.1. DETERMINAREA SEXELOR DE CROMOZOMII SEXULUI

Teoria cromozomilor sexului sau a heterocromozomilor, privind determinismul sexual, este astăzi larg răspândită în lumea științifică și acceptată de foarte mulți geneticieni. Ea susține, în esență, că sexul este determinat în mod exclusiv de anumiți cromozomi din nucleii gameților, care conțin anumite gene sexuale. Sub acțiunea acestor gene se produc hormoni specifici (identici cu hormoni sexuali), care acționează asupra unor elemente germinale direcționându-le către un anumit sex (V. Preda, 1968). Conform teoriei amintite, orice schimbare fenotipică de sex a unui individ, datorită unor condiții de mediu favorabile unui sex sau altul, nu poate schimba sexul genetic, determinat inițial de cromozomii sexului. Indiferent de sexul fenotipic al unui individ schimbat de condițiile de mediu, acesta va produce numai gameți conform determinismului genic inițial, adică numai gameți de tipul sexului imprimat zigotului format.

În general, se acceptă două tipuri esențiale de determinare a sexelor pe baza cromozomilor sexului, și anume: *tipul Drosophila*, la care sexul femel este homogametic, iar sexul mascul este heterogametic, și *tipul Abraxas*, la care sexul femel este heterogametic iar sexul mascul este homogametic.

Determinarea sexului de tip *Drosophila*. Acest tip de determinism sexual se împarte în alte două subtipuri, și anume: *subtipul Protenor* și *subtipul Lygaeus*.

Subtipul Protenor, denumit astfel după numele insectei *Protenor belfragi*, la care, după cum s-a mai menționat, E. B. Wilson a descoperit femele cu $2n = 14$, din care 12 autozomi și 2 cromozomi X, și masculi cu $2n = 13$, cu 12 autozomi și numai un cromozom X. După meioză, fiecare gamet femel are 6 autozomi și un cromozom X, iar spermatozoizii au circa 50% 6 autozomi și un cromozom X și restul de 50% numai 6 autozomi (fără nici un cromozom X), deci au două tipuri de spermatozoizi: cu $6A + X$ și cu $6A + 0$ cromozomi. Când un ovul cu $6A + X$ este fecundat cu un spermatozoid cu $6A + X$ cromozomi va rezulta un zigot cu 14 cromozomi ($12A + XX$) de sex femel, iar când același tip de ovul este fecundat cu un spermatozoid cu $6A + 0$ cromozomi rezultă un zigot cu 13 cromozomi ($12A + X$) de sex mascul (fig. 5.1, A.).

Subtipul Protenor este mai puțin răspândit în natură. Se întâlnește mai frecvent la nevertebrate, ca de exemplu la *Phyloxera vastatrix* (femelele au $2n = 6$, iar masculii $2n = 5$ cromozomi), la nematodul *Angiostomum nigrovenosum* (femelele au $2n = 24$, iar masculii au $2n = 23$ cromozomi).

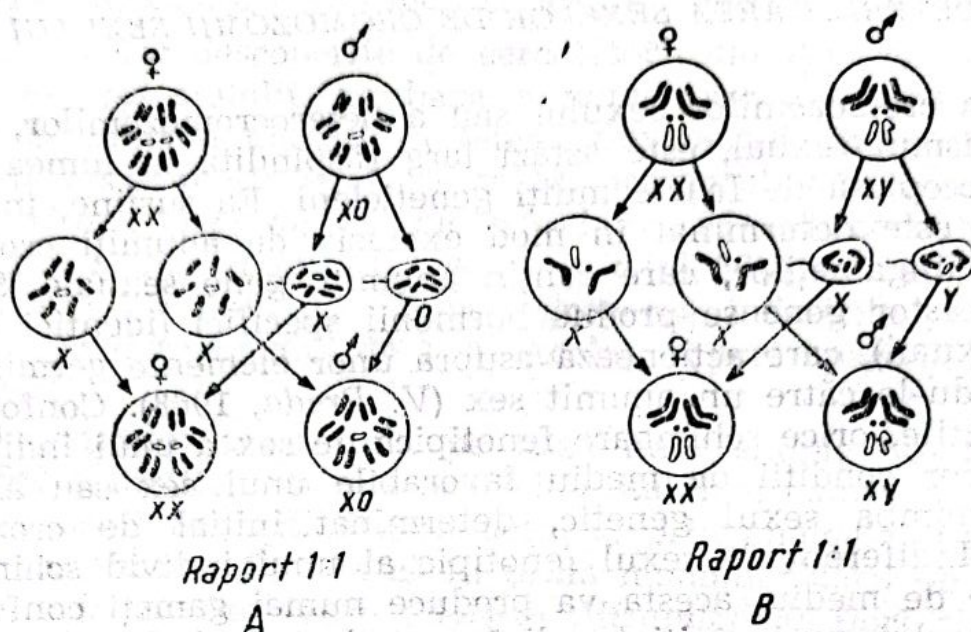


Fig. 5.1. Ereditatea sexului tip *Drosophila*: A — subtipul *Protenor*; B — subtipul *Lygaeus*.

La plante, forma heterogametice XO s-a putut stabili numai la două specii: *Vallisneria spiralis* și *Dioscorea sinuata*.

Subtipul *Lygaeus* sau tipul *Drosophila* propriu-zis (fig. 5.1, B.). Denumirea derivă de la hemiptera *Lygaeus bicrucis* și de la diptera *Drosophila melanogaster*, la care s-a studiat mai mult și mai detaliat rolul unor cromozomi în sexualizare.

De exemplu, la *Drosophila melanogaster*, care are $2n = 8$ cromozomi, s-a observat în profaza meiozei că la femele se formează patru perechi de cromozomi omologi, pe când la masculi apar numai trei perechi de cromozomi omologi, doi cromozomi neîmperechindu-se în mod normal. Acești doi cromozomi au fost notați: unul cu X care este identic cu același cromozom de la femele, iar celălalt cu Y , care diferă ca mărime și structură de cromozomul omolog notat cu X . Cromozomii omologi corespunzători de la femele, și identici cu cromozomul X de la masculi, au fost notați cu XX . Cromozomii amintiți, XY de la masculi și XX de la femele, au fost denumiți cromozomi ai sexului sau heterocromozomi, iar ceilalți cromozomi ai cariotipului au fost numiți autozomi. La subtipurile de sexualizare *Lygaeus* și *Drosophila*, femelele sînt homogametice, iar masculii sînt heterogametici. Femelele de *Drosophila* produc numai un singur fel de ovule: care conțin 3 autozomi și un cromozom X , pe când masculii produc două feluri de spermatozoizi: jumătate cu 3 autozomi + un cromozom X și jumătate cu 3 autozomi + un cromozom Y . În urma fecundării gameților femeli de

același tip cu gameți masculi de două tipuri vor rezulta 50% zigoti femeli cu XX și 50% zigoti masculi cu formula XY, adică un raport de segregare între sexe de 1:1.

Tipul *Drosophila* de determinare a sexelor este foarte răspândit în natură: la vertebrate, la nevertebrate și chiar la plante. Omul și majoritatea speciilor de mamifere aparțin tipului *Drosophila* de determinare a sexelor.

La plante, în 1917, C. E. Allen a descoperit prezența cromozomilor sexului la mușchiul dioic *Sphaerocarpus donelli*. În 1923, B. K. Blackburn, H. Kihara și T. Ona și apoi O. Winge comunică independent existența cromozomilor bivalenți heterogametici la *Melandrium album*, *Rumex acetosa* și la unele specii de *Humulus*, iar K. J. Santos, la *Elodea*.

Determinarea sexului de tip Abraxas. Mecanismul cromozomal de determinare a sexelor la acest tip este opus tipului *Drosophila*. El a fost observat prima dată de L. Doncaster (1906) la fluturele *Abraxas grossulariata* la care masculii sînt homogametici și femelele sînt heterogametice. În acest caz, cromozomii sexului la masculi sînt notați cu ZZ, iar la femele cu ZW.

Tipul *Abraxas* are două subtipuri: subtipul pasăre cu masculii ZZ și femelele ZO (fig. 5.2, b). Se presupune că lipsa heterocromozomului W se datorește unei evoluții în sensul pierderii de mate-

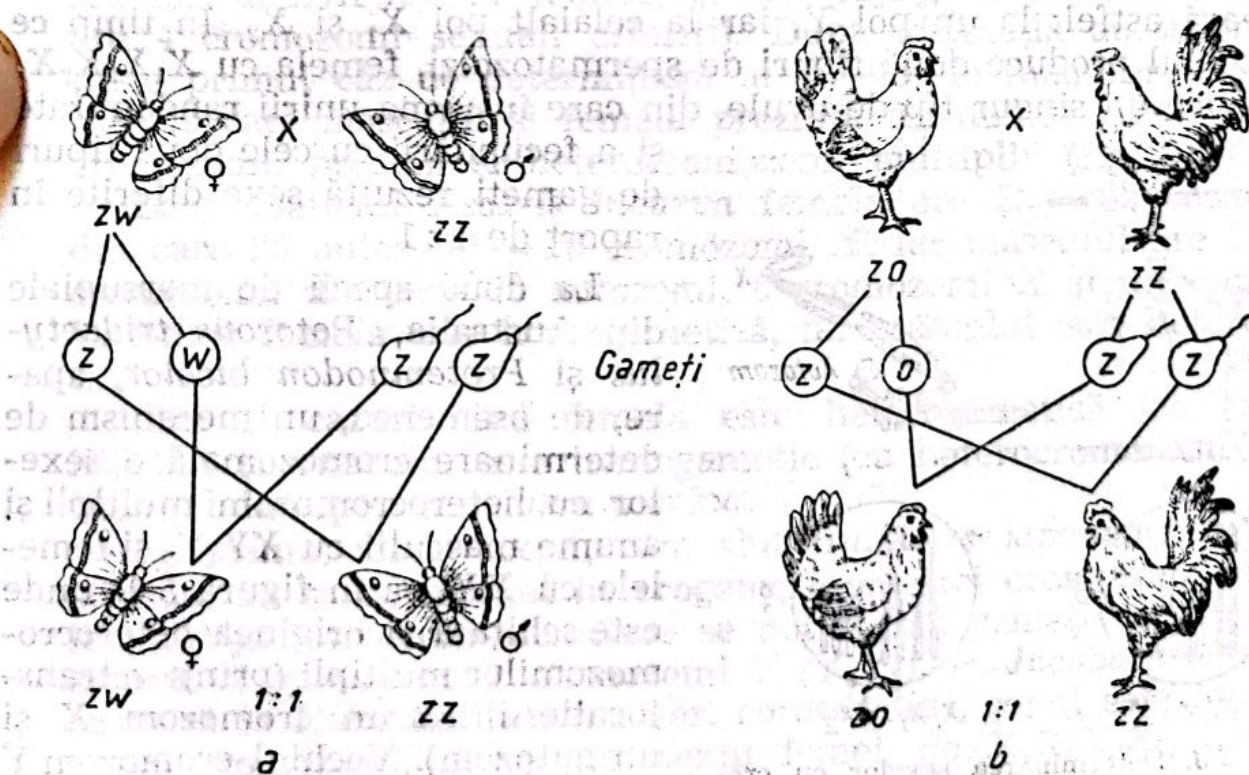


Fig. 5.2. Ereditatea sexului tip *Abraxas*: a — subtipul fluture; b — subtipul pasăre.

rial genetic a acestui cromozom pînă ce la un moment dat a dispărut complet cromozomul respectiv. Acest subtip de determinism cromozomal al sexelor se întîlnește la unele nevertebrate, la unii amfibieni, la unele reptile și la păsări.

Subtipul fluture cu masculii ZZ și femelele ZW (fig. 5.2, a), la care aparțin unele specii din ordinul *Lepidoptera* și *Trichoptera*.

Plante femele heterogametice s-au stabilit la formele poliploide ale speciei *Fragaria*, rezultate din încrucișarea poliploizilor dioici cu diploizi hermafrodiți.

Determinarea sexelor de cromozomi ai sexului multipli (după P. Raicu, 1974).

În anul 1965, R. Matthey a descoperit că la *Mus minutoides minutoides* intervine un număr mai mare de cromozomi sexuali în determinarea sexelor și anume un mecanism de tipul celui prezentat în figura 5.3., adică masculi cu X_1X_2Y și femele cu $X_1X_1X_2X_2$. Același autor explică fenomenul în felul următor: la speciile de rozătoare, cu cromozomul X duplicat și cu un cromozom Y relativ mare, s-a produs translocția cromozomului Y, care s-a atașat de un autozom și a devenit astfel foarte mare. Cromozomul X original a devenit X_1 , iar perechea autozomului la care s-a translocat cromozomul Y a devenit X_2 . La mascul, în timpul meiozei, apare un trivalent format din cromozomii X_1YX_2 , care în anafază se repartizează astfel: la un pol Y, iar la celălalt pol X_1 și X_2 . În timp ce masculul produce două tipuri de spermatozoizi, femela cu $X_1X_1X_2X_2$ produce un singur tip de ovule, din care în urma unirii randomizate și a fecundării cu cele două tipuri de gamete rezultă sexe diferite în raport de 1 : 1.

Translocție

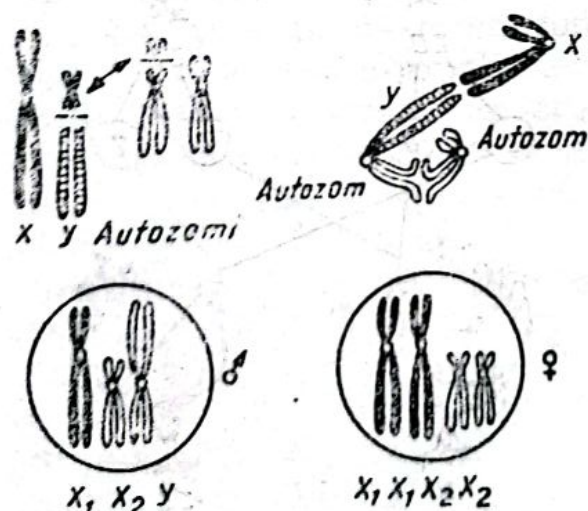


Fig. 5.3. Determinarea sexelor cu cromozomi ai sexului multipli la *Mus minutoides* ($2n = 35/36$).

La două specii de marsupiale din Australia, *Potorous tridactylus* și *Protemnodon bicolor*, apare, de asemenea, un mecanism de determinare cromozomală a sexelor cu heterocromozomi multipli și anume masculii cu XY_1Y_2 și femelele cu XX , ca în figura 5.4., unde este schițată și originea heterocromozomilor multipli (printr-o translocție între un cromozom X și un autozom). Vechiul cromozom Y a devenit Y_1 , iar perechea autozomului translocat a devenit Y_2 . În

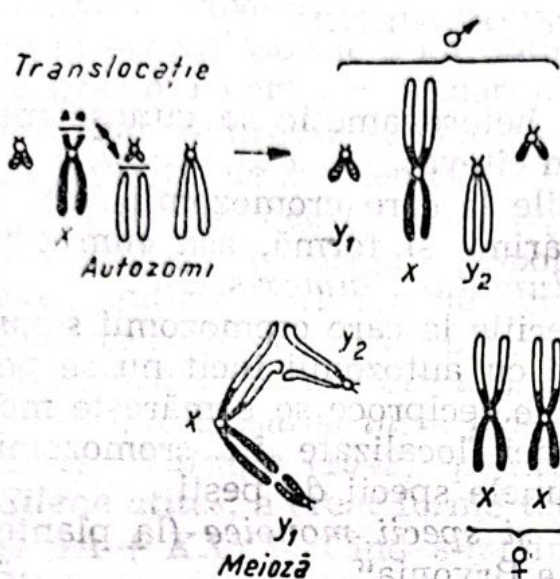


Fig. 5.4. Determinismul cromozomal al sexelor la *Potorous tridactylus* ($2n = 13/12$).

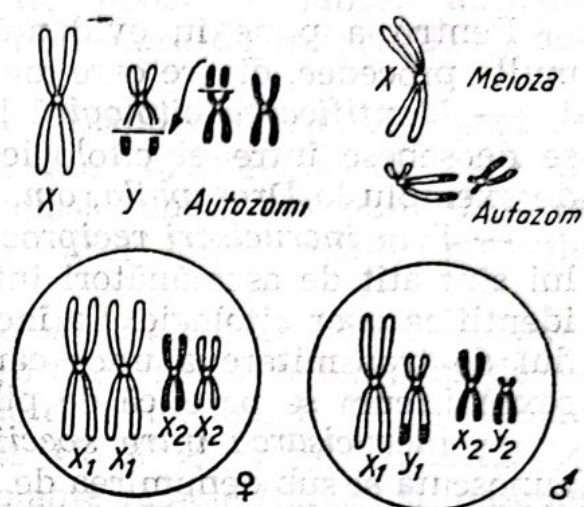


Fig. 5.5. Determinismul cromozomal al sexelor la *Microtus arvalis* ($2n = 46$).

diviziunea meiotică la mascul, din trivalentul Y_1XY_2 la un pol se localizează X_2 , iar la celălalt pol se distribuie Y_1Y_2 .

La șoarecele de câmp (*Microtus arvalis*), P. Raicu și colab. (1969) au descoperit următorul mecanism cromozomal de determinare a sexelor: $X_1X_1X_2X_2$, la femele, și $X_1Y_1X_2Y_2$, la masculi (masculul are 4 cromozomi sexuali diferiți). După afirmația autorilor citați „este primul caz de determinism al sexelor la mamiferele placentare la care masculul și femela prezintă un număr par și egal de cromozomi, precum și heterocromozomi multipli“ (fig. 5.5).

La nematodul *Ascaris incurva* femela are $2n = 42$ cromozomi, din care 26 autozomi + 16 cromozomi X, iar masculul are $2n = 35$ cromozomi, din care 26 autozomi, 8 cromozomi X și un cromozom Y. Adică femela este homogametică, iar masculul este heterogametic.

Sînt și cazuri cînd femela este heterogametică (cu tripletul ZW_1W_2) și masculul este homogametic (cu heterocromozomi ZZ, de exemplu la copepodul *Jaera marina*).

La plante, unele specii, cum sînt *Humulus japonicus* și *Rumex acetosa*, au sexul mascul heterogametic cu trei cromozomi ai sexului: Y_1Y_2X . În urma meiozelor se pot forma gameți cu un cromozom X și gameți cu 2 cromozomi Y (Y_1Y_2). P. Jacobsen (1957) găsește că la *Humulus lupulus* var. *cordifolius*, sexul este format de patru cromozomi, și anume: sexul femel, de $X_1X_1X_2X_2$, iar sexul mascul, de $X_1Y_1X_2Y_2$.

5.1.2. IDENTIFICAREA SEXULUI HETEROGAMETIC

Pentru a pune în evidență sexul heterogametic se cunosc mai multe procedee, dintre care menționăm câteva:

— Identificarea citologică la speciile la care cromozomii X și Y se deosebesc între ei citologic, ca mărime și formă, așa cum este de exemplu la *Drosophila*, om, porc, *Humulus*, *Rumex* ș.a.

— Prin încrucișări reciproce la speciile la care cromozomii sexului sînt atît de asemănători între ei și cu autozomii încît nu se pot identifica ușor citologic. La încrucișările reciproce se urmărește modul de transmitere a unor caracteristici localizate în cromozomii sexului, cum se practică de pildă la unele specii de pești.

— Incrucișarea între specii dioice și specii monoice (la plante) cunoscută și sub denumirea de „metoda Bryonia“.

De exemplu, din încrucișarea *Bryonia dioica* ♀ × *Bryonia multiflora* ♂ (monoică) au rezultat numai urmași monoici. Din încrucișarea reciprocă au rezultat indivizi masculi și femeli într-un raport aproximativ egal, ceea ce demonstrează heterogameția sexului mascul a speciei dioice.

Din încrucișarea dintre *Thalictrum fendleri* (specie dioică) cu trei specii de *Thalictrum* hermafrodite a rezultat că femelele de la specia dioică *T. fendleri* este homogametică.

— Autofecundarea (sau încrucișarea) unor plante monoice provenite de la plante dioice. În acest sens, sînt de remarcat experiențele lui E. Kuhn (1939) cu *Thalictrum*. Din încrucișarea unor plante hermafrodite cu predominarea sexului mascul au rezultat plante femele și plante hermafrodite cu un potențial mascul în raport de 1 ♀ : 3 ♂. Plantele masculine sînt de două feluri, așa cum a rezultat în urma încrucișării lor cu plante femele normale, și anume $\frac{2}{3}$ din plantele masculine au produs în urma încrucișării plante masculine și femele în număr egal, adică în raport de 1:1; $\frac{1}{3}$ din plantele masculine au dat naștere numai la plante unisexuate de sex mascul. Aceste observații se pot explica presupunînd că sexul mascul la *Thalictrum fendleri* este heterogametic, adică posedă cromozomii sexului XY. Cînd s-au autopolenizat plante cu formula XY, descendenții au segregat în 1XX : 2XY : 1YY. Plantele cu XY de sex mascul, fiind încrucișate cu femele normale, a rezultat proporția amintită mai înainte de 1 ♀ : 3 ♂ între plante femele și plante masculine. Plantele masculine cu YY, cînd au fost încrucișate cu femele cu XX, au produs numai indivizi de sex mascul cu formula XY.

Acest procedeu a fost utilizat de M. C. Rick și C. G. Hanna (1943) la *Asparagus officinale*. Din încrucișarea a 25 de indivizi

masculi, proveniți de la *A. officinale*, cu plante femele provenite de la aceeași specie s-au obținut numai plante de sex mascul, ceea ce prezintă o importanță practică deoarece plantele masculine sînt mai viguroase și dau un număr mai mare de lăstari (25%) decît indivizii de sex femel.

C. H. McPhee (1925) a obținut la *Cannabis sativa* un raport de 3 ♂ : 1 ♀, în urma autopolenizării unor plante masculine care au avut puține flori femele fertile. Același raport s-a obținut și la *Spinacea oleracea*, tot prin autopolenizarea unor plante masculine (J. Janick și E. C. Stevenson, 1954).

— *Incrucișarea între plante tetraploide induse și plante diploide.* E. H. Warmke (1942), pentru a identifica sexul heterogametice la *Silene alba*, a creat forme tetraploide de două tipuri: $4A + XXXX$ și $4A + XXYY$. Cînd s-au încrucișat $4X ♀ \times 2X ♂$ ($XXXX \times XY$) a rezultat un raport egal între plante femele (XXX) și masculine (sau hermafrodite) (XXY). În cazul cînd plantele femele ar fi heterogametice, din încrucișarea dintre $XXYY ♀ \times XX ♂$ ar trebui să rezulte o proporție mai mare cu formula XXY și mai puține plante cu XXX și YY . Cînd femele tetraploide de *S. alba* au fost încrucișate cu plante masculine diploide au rezultat 50% femele și 50% masculi, demonstrînd în felul acesta că sexul mascul este heterogametic.

Prin același procedeu s-a testat aspectul heterogametic al sexului mascul la *Spinacea oleracea* (J. Janick, 1935) și la *Melandrium album* (E. H. Warmke și F. A. Blakeslee, 1939; M. Westergaard, 1940).

— *Prin experiențe de competiție în polenizare.* C. Correns (1907, 1917) a descoperit prin această metodă că sexul mascul de la planta dioică *Melandrium* este heterogametic, folosind următorul procedeu: prin polenizarea plantelor cu exces de polen au rezultat mai multe plante femele pe cînd plantele polenizate cu o cantitate de polen redusă au produs plante de ambele sexe în proporție egală. Aplicînd același procedeu și la *Fragaria*, C. Correns a descoperit că plantele femele de la această specie sînt heterogametice.

La *Cannabis sativa*, W. Riede (1925) a constatat că polenizarea cu polen redus a mărit proporția de plante masculine.

5.1.3. PARTICULARITĂȚI ALE CROMOZOMILOR SEXULUI

Cromozomii sexului prezintă unele particularități morfologice, structurale și genetice față de autozomi, în special cromozomul Y, respectiv W. Perechea de cromozomi XX sau ZZ se comportă în

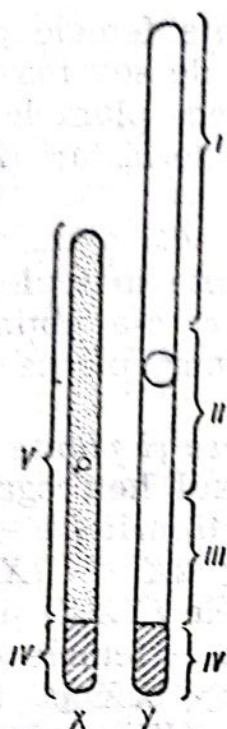


Fig. 5.6. Structura cromozomilor X și Y de la *Melandrium album*: I, II, III — segmente diferențiate ale cromozomului Y; IV — segmentele omoloage de la cei doi cromozomi ai sexului (X și Y); V — segmentul diferențiat al cromozomului X; segmentul I are acțiune represoare femelă, segmentul II inițiază dezvoltarea anterelor, iar segmentul III controlează fazele târzii ale dezvoltării anterelor (după M. Westergaard, 1958).

timpul meiozei ca orice pereche de autozomi: conjugă în profază, formează bivalenți și crossingovere. Perechea de cromozomi XY sau ZW, la cele mai multe specii, nu conjugă în profaza meiozei și din această cauză nu apar bivalenți și nici fenomenul de crossing-over. Aceasta denotă că între cromozomii X și Y, respectiv între Z și W, nu sînt segmente omoloage.

Cromozomii XY și ZW pot fi diferiți sau identici ca mărime; se pot deosebi sau nu de autozomi.

La *Melandrium*, cromozomul Y este mai mare decît cromozomul X și cuprinde în lungul lui patru sectoare distincte (fig. 5.6.). Cînd segmentul Y I lipsește, atît organele femele cît și cele masculine ale florii se dezvoltă normal. Cînd lipsește segmentul Y III și Y IV, plantele au formele masculine sterile. Segmentul III are influență asupra dezvoltării grăunciorului de polen, iar segmentul II asupra dezvoltării anterelor.

La *Drosophila* și la om, cromozomii sexului sînt asociați cu nucleolul.

Cromozomul Y poate fi complet sau parțial heterocromatic, cu variabilitate mare ca formă și mărime de la o specie la alta și chiar în cadrul aceleiași specii (*Drosophila pseudoobscura*).

La multe specii, cromozomul Y este mai mic decît cromozomul X și conține foarte puține gene. La *Drosophila melanogaster*, aproximativ $\frac{1}{3}$ din cromozomul X și cromozomul Y în întregime sînt formați din heterocromatină. În regiunile heterocromatice, numărul

genelor este foarte mic, heterocromatina fiind în mare măsură nefuncțională genetic. De cele mai multe ori, cromozomul Y este inert genetic, iar absența lui nu afectează totdeauna vitalitatea organismului, ca atunci când lipsește un cromozom X sau un autozom. Evoluția cromozomului Y s-a făcut în direcția heterocromatismului și a asigurării unei neomogenități maxime față de cromozomul X. De aceea, la unele specii, dimensiunile lui s-au redus considerabil, iar la altele a dispărut complet, cum este la *Ortoptera*, care are formula XX pentru femele și XO pentru masculi.

Cromozomul Y este necesar numai atunci când cromozomul X are nevoie de partener de împerechere pentru o segregare normală în meioză, sau când cromozomul Y are gene cu funcții genice esențiale.

Formarea, sau mai precis diferențierea cromozomilor sexului, este rezultatul selecției naturale, pe baza diferitelor restructurări cromozomale. Datorită fragmentărilor, delețiilor, translocațiilor și crossingoverelor accidentale între cromozomii X și Y și între aceștia și autozomi, în procesul evoluției au luat naștere complexe de cromozomi sexuali. De exemplu, de la tipul XY s-a ajuns pînă la $X_1X_2X_3X_4X_5Y$, iar de la tipul XO, la $X_1X_2X_3X_4X_5X_6O$.

Studiul comparativ al determinismului sexului la animalele vertebrate oferă date foarte prețioase privind apariția și evoluția sexului. În timp ce la vertebratele inferioare apare o omologie aproape perfectă între cromozomii sexului X și Y (care conțin aceleași perechi de gene), la mamifere, cromozomii sexului sînt complet diferențiați genic, avînd gene diferite (nealele), care se manifestă în stare homozigotă sau hemizigotă. De exemplu, la pești, vertebratele cel mai puțin evolute, nu s-au putut pune în evidență citologic cromozomii sexului, deși fenomenul de transmitere ereditară a unor caractere legate de sex este prezent. Aceasta arată că la pești, cromozomii sexului sînt la limita inferioară a diferențierii și specializării și că cromozomii X și Y sînt încă în mare măsură omologi. La pești, ca și la alte vertebrate inferioare, la care cromozomii sexului nu se diferențiază de autozomi, determinarea sexelor se realizează cu ajutorul uneia sau a mai multor perechi de gene, adică prezintă un determinism genic și nu cromozomal.

Faptul că la pești, la amfibieni și la alte vertebrate inferioare se poate realiza inversarea totală a sexelor cu ajutorul hormonilor sexuali, este o dovadă că la acest grup de animale determinismul cromozomal al sexelor are un caracter labil, cromozomii sexului neavînd încă un grad suficient de specializare.

Din cauza diferențelor morfostructurale dintre cromozomii X și Y, ei îndeplinesc funcții genice diferite:

— Cromozomii X au gene numai pe porțiunile heteroloage (părți neomoloage ale cromozomilor X și Y), care nu conjugă cu cromozomul Y. Astfel de gene se numesc *înlănțuite total cu sexul*.

— Cromozomii Y pot avea gene localizate numai în porțiunile lor heteroloage, care nu conjugă cu cromozomul X. Astfel de gene sînt *înlănțuite total numai cu sexul mascul*.

— Unele grupe de gene sînt comune celor doi cromozomi ai sexului, care conjugă între părțile omoloage. Astfel de gene se numesc *înlănțuite parțial cu sexul*.

— Cromozomul Y s-a dovedit a fi masculinizant, dominant la mamifere, și în special la om. De exemplu, cuplul XY dezvoltă totdeauna un mascul, iar din cuplurile X_1X_2Y și $X_1X_2X_3Y$ etc. rezultă tot masculi. La majoritatea viețuitoarelor, cu mecanisme evolute de determinare a sexelor, indivizii cu YY nu sînt viabili.

Nu întotdeauna cromozomul Y este dominant în determinarea sexului. La *Drosophila*, cariotipurile cu XO sînt de sex mascul, iar indivizii cu cariotipurile XXY sau XXYY sînt de sex femel. Masculii cu cariotipurile XO sînt sterili, de unde rezultă totuși rolul cromozomului Y în formarea spermatozoizilor.

În diploizi și triploizi de *Melandrium*, un singur cromozom Y produce plante masculine. La o plantă tetraploidă, un singur cromozom Y nu este suficient pentru sexualizare, dar poate produce o plantă hermafrodită, care are atît organe femele cît și organe masculine. Aparent, puterea cromozomului Y de sexualizare pare a fi mare, dar nu absolută, deoarece uneori în sexualizarea masculină este implicat un anumit echilibru între masculul determinat de cromozomul Y și autozomi.

La *Rumex acetosella*, un cromozom Y determină sexul mascul indiferent de nivelul ploidiei, adică de numărul cromozomilor X. La speciile octoploide, un singur cromozom Y, în prezența a șapte cromozomi X, este suficient pentru a determina un sex mascul normal.

La om, cromozomul Y din cuplul XY este obligatoriu. Prezența lui alături de cromozomul X, în cuplul XY, induce formarea de testicul normal. În prezența cromozomului Y, indiferent de numărul cromozomilor X, se organizează țesut testicular.

Un singur cromozom X + cei 44 de autozomi participă și garantează formarea fenotipului și chiar un grad de sexualizare, dar sînt necesari doi cromozomi X pentru a asigura gonadogeneza și gametogeneza, adică realizarea completă a procesului de sexualizare feminin. Așadar, genele ce le poartă un singur cromozom X nu sînt suficiente pentru a forma ovarul.

Cromozomul Y, se pare că nu poartă alte gene în afară de cele masculinizante. El are rol în determinarea sexului masculin al unui organism, alături de un cromozom X. Cromozomul Y are o mare forță de masculinizare. Un mic fragment din cromozomul Y poate masculiniza fenotipul la fel de bine ca un cromozom Y întreg sau chiar cît patru cromozomi Y.

Un cromozom X în plus, pe lângă cuplul XX, sau un cromozom Y în plus pe lângă cuplul XY nu schimbă sexul gonadic și nu aduce nici un beneficiu procesului de sexualizare, dimpotrivă, de cele mai multe ori îl dezavantajează. Un cromozom X în plus, pe lângă cuplul XY, nu schimbă sexul gonadic, dar testiculul care rezultă nu realizează gametogeneza.

Cromozomul Y acționează numai la nivelul testiculului și numai prin acesta. Pentru formarea tractului genital masculin este absolut necesară prezența testiculelor, ca dovadă este faptul că îndepărtarea testiculelor imediat după formarea lor duce la un fenotip sexualizat după tipul feminin. Deci, sexualizarea organelor genitale la om în sens masculin necesită prezența testiculelor și se face activ prin principiile masculinizante, care domină și înving tendința evolutivă pasivă, în sens feminin (T. Stoica, 1975).

Tipul de cromozom sexual face uneori să se poată deosebi între ei spermatozoizii care poartă cromozomul X de cei ce conțin cromozomii Y. De pildă la om, cromozomul Y este mai mic decît cromozomul X, ceea ce influențează talia și capul spermatozoizilor. Spermatozoizii care posedă cromozomul Y sînt mai mici, au capul rotund și se numesc androspermatozoizi. Spermatozoizii cu cromozomul X sînt mai mari, au capul alungit și se numesc ginospermatozoizi.

5.1.4. ORIGINEA ȘI EVOLUȚIA DIFERENȚIERII CROMOZOMILOR SEXULUI

Originea cromozomilor sexului a fost căutată în procesul de evoluție a organismelor vii și s-a constatat că într-adevăr cromozomii sexului au apărut în decursul evoluției printr-o diversificare a unor perechi de autozomi. Acest fenomen a reprezentat un moment de mare importanță în procesul de evoluție a organismelor vii. În primul rînd, diferențierea cromozomilor sexului a asigurat cu mare precizie un raport constant între cele două sexe, cu toate consecințele ce derivă din acest fenomen: asigurarea unui raport de 1:1 între sexe, diversificarea fenotipică a sexelor.

Faptul că cromozomii sexului sînt rezultatul unui proces de evoluție se poate dovedi comparînd modul de determinare a sexelor la animalele vertebrate. Dacă la majoritatea vertebratelor inferioare, între cromozomii X și Y este o omologie aproape perfectă (așa cum s-a demonstrat la specia de pește *Lebistes reticulatus*), la mamifere, cromozomii sexului se deosebesc net între ei ca formă, mărime și din punct de vedere genetic.

Nu se știe precis modul cum unele perechi de autozomi s-au transformat în cromozomi ai sexului, pentru că nu s-au surprins încă organisme cu etape intermediare care să demonstreze modul cum o pereche de autozomi nediferențiați între ei ajunge la un așa de mare grad de diferențiere cum sînt cromozomii X și Y (respectiv Z și W) ai sexului. Încercările de a explica totuși acest proces sînt multiple. Unii biologi susțin că transformarea perechii de autozomi nediferențiați în cromozomi ai sexului neomologi s-ar fi putut realiza în urma unor aberații în structura cromozomilor, cum ar fi: inversarea unui segment cromozomal, pierderea unor porțiuni de cromozom, prin translocare cromozomală, crossingover întîmplător etc. S. Ohno (1967) încearcă să explice fenomenul de transformare a autozomilor în cromozomi ai sexului printr-un mecanism schițat în figura 5.7.

Evoluția diferențierii cromozomilor sexului. Din cîte se cunosc pînă acum rezultă că diferențierea sexelor nu este condiționată în exclusivitate de prezența cromozomilor sexului și nici de gradul de diferențiere a acestora față de autozomi.

De exemplu, la pești și la amfibieni, cromozomii sexului nu pot fi identificați citologic, deoarece nu se deosebesc morfologic între ei și nici față de autozomi. De aceea, fenomenul de crossingover

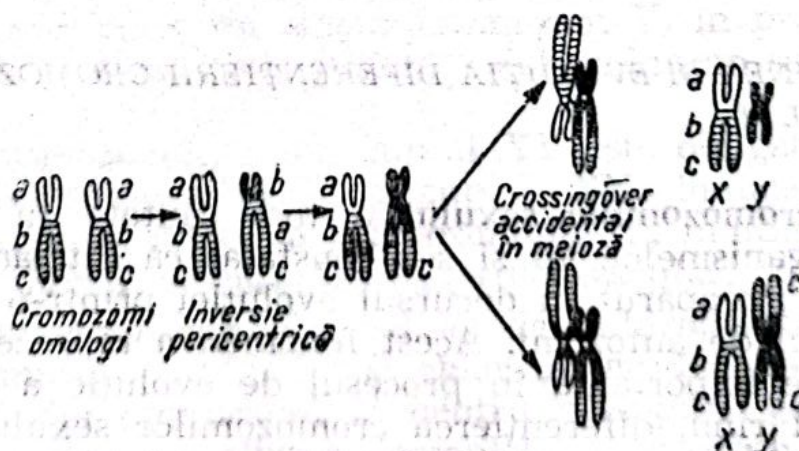


Fig. 5.7. Evoluția cromozomilor sexului (după S. Ohno, 1967).

are loc nu numai între cromozomii X ai unei femele, ci și între cromozomii X și Y ai sexului mascul. Natura labilă a determinismului cromozomal la pește este demonstrată și de experiențele lui T. Yamamoto (1963) care, cu ajutorul hormonilor, a reușit să inverseze sexele la peștele *Oryzias latipes*. Masculii cu XY, tratați cu hormoni estrogeni, s-au transformat în femele funcționale, iar femelele cu XX tratate cu testosteron s-au transformat în masculi.

De asemenea, indivizi din unele specii bisexuate, sub influența unor hormoni sau a unor condiții experimentale, se transformă în hermafrodiți (celenterate, nematozi, echinoderme). La plante, se cunosc exemple de transformare a unor dioice în plante hermafrodite, datorită mutațiilor sau influenței mediului înconjurător, sau a unor plante bisexuate în hermafrodite, așa cum a demonstrat de mai multe ori, la porumb, A. R. Emerson (1924).

Existența de sexe separate, uneori, nu are nici o bază cromozomală sau genică. În cazurile de hermafroditism, la formarea gametului femel și a celui mascul prezintă importanță, desigur, o diferențiere histologică. De pildă, gametofii de la mușchiul *Funaria* produc anteridii și spermatozoizi pe ramificațiile apicale, ramurile laterale formând oogoane și ouă. Determinismul sexual în acest caz este în funcție de data ramificării. Sporofitul diploid al acestui gen este neutru ca sex.

Cu privire la relativitatea determinismului cromozomal al sexelor și rolul condițiilor de mediu în determinarea sexelor vom reveni cu detalii în capitolul X. În cele ce urmează vom rezuma câteva aspecte privind evoluția determinismului cromozomal al sexelor la diferite grupe mai importante din etapele de evoluție a viețuitoarelor, ca și evoluția diferențierii cromozomilor sexului.

Referindu-ne la reptile, la multe specii cromozomii sexului nu sînt diferențiați morfologic (la broaște țestoase, șopîrle, crocodili, unele specii de șerpi etc.).

La păsări, cromozomii sexului sînt bine diferențiați. Sexul femel este heterogametic (ZW), iar sexul mascul este homogametic (ZZ). Cromozomul W de la femelă este mult mai mic decît cromozomul Z.

La mamiferele inferioare, cum sînt Monotrenele, care depun ouă, cromozomii sexului sînt reprezentați de o pereche de macrocromozomi diferențiați morfologic. La mamiferele mai evoluate, începînd cu marsupialele, predomină tipul de sexualizare XX pentru femele și XY pentru masculi. Sînt și cazuri de cromozomi ai sexului multipli XX/XY_1Y_2 , la unele mamifere insectivore (*Sorex araneus*).

Dacă încercăm să concluzionăm cele menționate, rezultă că cromozomii sexului au existat inițial sub forma unei perechi de autozomi nediferențiați genic și morfologic. Treptat a început diferențierea unuia dintre cromozomi (Y sau Z), care s-a redus ca mărime și a pierdut o parte din genele analoage cu cele de pe cromozomul X sau Y, care a rămas neschimbat, și a păstrat întregul set de gene majore ce se găseau pe această pereche de cromozomi nediferențiați inițial. Cu toate că la unele mamifere aparținătoare aceleiași grupe taxonomice numărul de cromozomi diferă foarte mult, cromozomii X de la întregul grup au unele gene înlănțuite cu sexul comune. De pildă, cele două tipuri de hemofilie A și B (boală determinată de gene care se găsesc pe cromozomii X și se transmit odată cu aceștia) s-au depistat recent și la ciine. La fel, anemia ereditară, caracterizată prin incapacitatea sistemului eritropoetic de a folosi fierul, determinată de o genă care se găsește pe cromozomul X la om, s-a descoperit și la șoarece (*Mus musculus*).

În ceea ce privește mărimea cromozomului X se pare că ea nu s-a schimbat prea mult odată cu evoluția unor animale vertebrate. Din studiile efectuate privind cromatina sexuală, care reprezintă un cromozom în stare heteropiconotică, s-a constatat că au aceeași mărime (de 0,8—1,1 microni) la om, pisică și iepure. S. Ohno a stabilit că cromozomii X sînt aproximativ de aceeași mărime la ciine, taur și măgar.

În ceea ce privește cantitatea de ADN din cromozomul X, se apreciază că la fiecare grup mare de vertebrate, care au aproximativ aceeași cantitate de ADN în nucleu (de exemplu la om, ciine, cal, șoarece), în cromozomul X se găsește 5% din cantitatea totală de ADN din nucleul celulei. La păsări (găină, porumbel), care au numai 50% din cantitatea de ADN existentă în nucleul mamiferelor, cromozomul X (respectiv Z) conține 10% din cantitatea totală a genomului, ceea ce oferă posibilitatea de a deduce că cromozomul Z de la păsări are aproximativ aceeași mărime cu cromozomul X de la mamifere.

În concluzie, se poate afirma că originea cromozomilor sexului este în autozomi, care s-au diferențiat și diversificat în timpul evoluției organismelor vii. Totodată trebuie menționat faptul că cromozomii sexului nu au fost incluși în aceeași măsură în acest proces de diversificare, ei rămînînd aproape nemodificați în ceea ce privește conținutul în gene pe care l-au avut autozomii de origine și chiar mărimea lor inițială.

5.1.5. COMPORTAREA CROMOZOMILOR SEXULUI ÎN MEIOZĂ ȘI FENOMENUL DE NONDISJUNCȚIE A ACESTORA

În timpul diviziunii meiotice, cei doi cromozomi XX sau ZZ se comportă, în mod normal, ca și autozomii. Și în cazul sexului mascul, adesea, cei doi cromozomi diferiți ca mărime, formă și conținut în gene, XY, respectiv ZW, se repartizează câte unul la fiecare pol al celulei în urma diviziunii meiotice. Între astfel de cromozomi heteromorfici apare și fenomenul de sinapsis pe anumite porțiuni din lungimea lor numite *segmente de împerechere*, care pot fi de la foarte mici până la cuprinderea întregii lungimi a cromozomului Y sau W. Regiunile neîmperecheate se numesc *segmente diferențiate*. Segmentele celor doi cromozomi care se unesc înseamnă că posedă gene omoloage și permit apariția fenomenului de crossingover, dacă sectorul respectiv este destul de lung.

La prima diviziune meiotică, la mascul, cromozomii X și Y se separă și fiecare trece la un pol separat. În urma celei de a doua meioze rezultă 4 gameți: 2 identici cu cromozomul X și 2 identici cu cromozomul Y.

La tipul *Protenor* de determinare a sexului, cu masculi XO, la prima diviziune meiotică, cromozomul X se îndreaptă către un pol înaintea autozomilor, iar la polul opus apar numai autozomi. După meioza a II-a apar doi gameți cu cromozomul X și doi gameți fără nici un cromozom al sexului. Deci, și în acest caz, raportul între gameții care vor determina sexul femel și sexul mascul va fi tot de 1:1.

Nondisjuncția cromozomilor sexului. Prin nondisjuncție se înțelege nesepararea cromozomilor omologi în metafaza meiozei, ceea ce face ca, la prima meioză, ambii cromozomi omologi să treacă la un pol, la celălalt niciunul, și în cele din urmă să rezulte gameți cu număr neegal de cromozomi. Această aberație poate să apară atât la repartizarea autozomilor cât și a cromozomilor sexului, cu consecințe, adesea, foarte grave.

Fenomenul de nondisjuncție a cromozomilor sexului a fost foarte bine studiat de C. B. Bridges (1916) la *Drosophila*. El a observat că la încrucișarea între o femelă cu ochi albi cu un mascul cu ochi roșii (ambele alele înlănțuite cu cromozomul X), în F_1 , în loc să apară numai masculi cu ochi albi și femele cu ochi roșii, adică o moștenire în cruciș, au apărut și câteva femele cu ochi albi și masculi cu ochi roșii, cu o frecvență de 0,1—0,001%. Cauza acestui fenomen este nondisjuncția perechii de cromozomi X în meioză la formarea ovulelor, ceea ce a dus la formarea de ovule cu ambii cromozomi X și ovule fără nici un cromozom X. Prin fecundarea

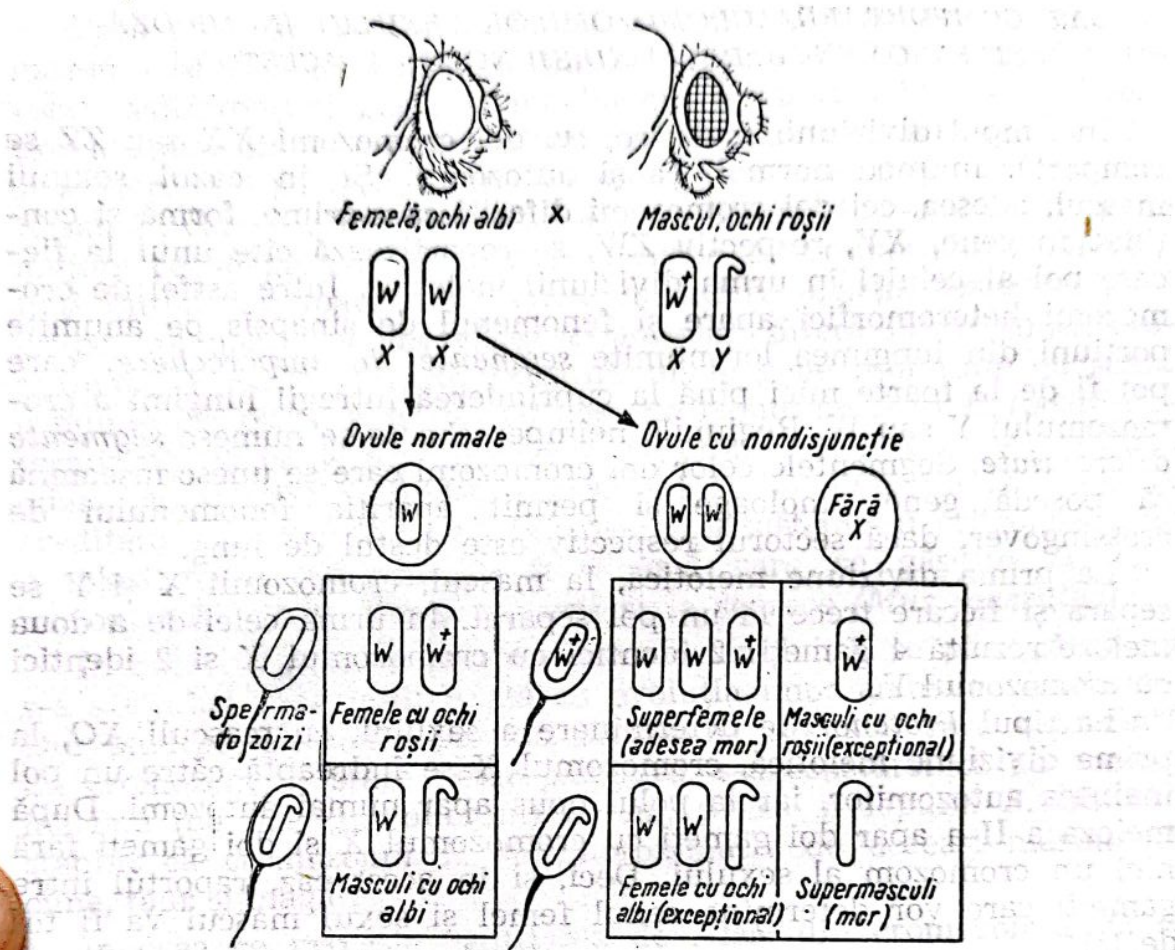


Fig. 5.8. Originea și mecanismul nondisjuncției primare a cromozomilor X la *Drosophila melanogaster* (după E. W. Sinnott, L. C. Dunn și T. Dobzhansky, 1958).

ovulelor cu cromozomi XX și fără cromozomi X, de spermatozoizi cu X sau Y, s-au obținut zigoti cu următoarele grupe de cromozomi ai sexului (fig. 5.8.): XXX = femele neviabile cu ochi roșii; XXY = femele cu ochi albi, viabile; XO = masculi cu ochi roșii, sterili; YO = supermasculi, neviabili. Acest fenomen se numește *nondisjuncție primară a cromozomului X*.

Femelele cu ochi albi, viabile, din F_1 , cu XXY , formează patru tipuri de gameți (X , XY , XX și Y). După fecundarea cu masculi normali (XY) cu ochi roșii, rezultă, în F_2 , opt tipuri de zigoti, din care patru de sex mascul și patru de sex femel (fig. 5.9.). După cum se observă, formele aberante apărute în urma nondisjuncției primare produc în descendență o *nondisjuncție secundară a cromozomului X*, care este mult mai frecventă decât tipul primar.

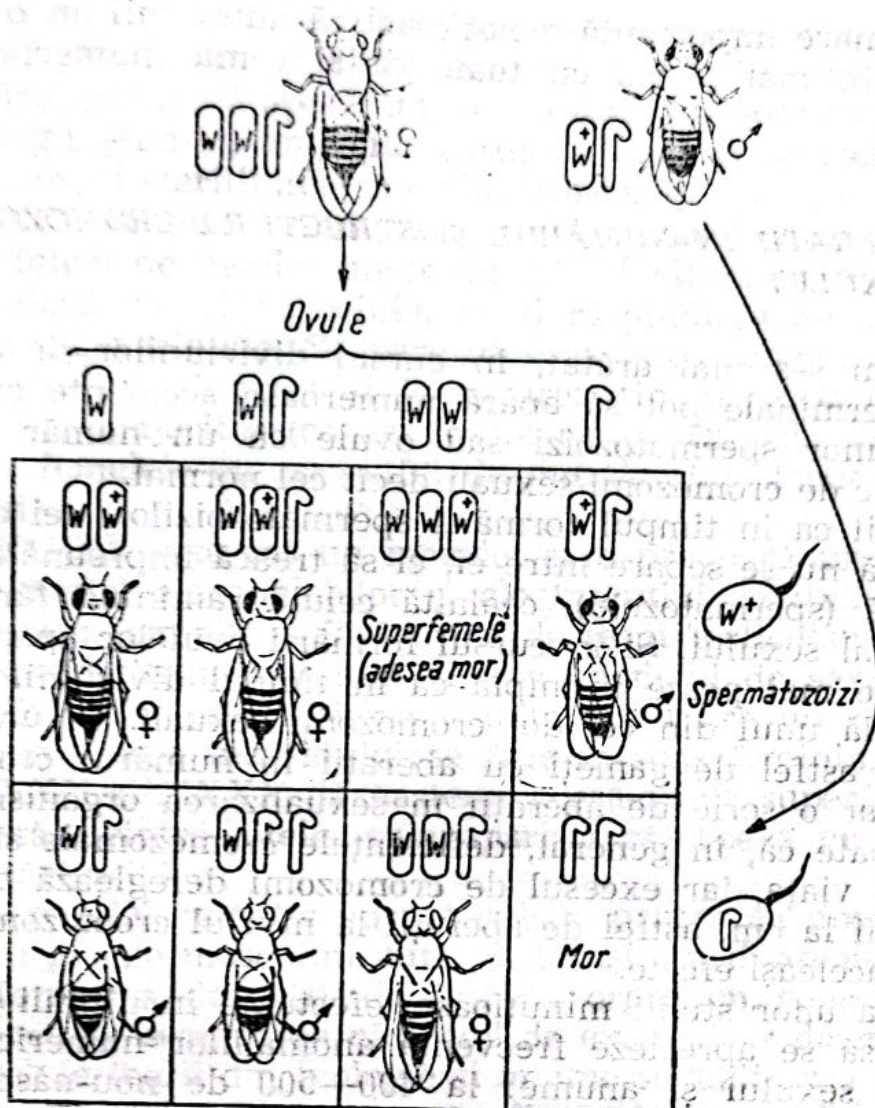


Fig. 5.9. Rezultatele nondisjuncției secundare la o încrucișare între o femelă cu ochi albi XXY și un mascul cu ochi roșii XY (după E. W. Sinnott, L. C. Dunn și T. Dobzhansky, 1958).

Nondisjuncția cromozomilor sexului poate să apară și la om cu urmări foarte grave asupra urmașilor. De pildă, pot să apară zigoti cu: XXX (femele normale sau sterile), XXY (masculi cu sindromul Klinefelter), XO (femele cu caractere intersexuate afectate de sindromul Turner), YO (neviabili). Dacă se compară efectele nondisjuncției primare a cromozomilor X de la *Drosophila* și de la om se constată că efectele diferă. De exemplu, zigotul cu XO formează masculi la *Drosophila* și femele intersexuate la om, iar din zigotul cu XXY se dezvoltă femele la *Drosophila* și masculi la om. De aici se desprinde o primă concluzie și anume că la om, cromozomul Y

are o mai mare importanță genetică și că autozomii au o putere de masculinizare mai slabă, cu toate că sînt mai numeroși decît la *Drosophila*.

5.1.6. ABERAȚII ÎN NUMĂRUL ȘI STRUCTURA CROMOZOMILOR SEXULUI

Așa cum s-a mai arătat, în cursul diviziunilor de formare a celulelor germinale pot să apară numeroase accidente care duc la formarea unor spermatozoizi sau ovule cu un număr mai mare sau mai mic de cromozomi sexuali decît cel normal.

E posibil ca în timpul formării spermatozoizilor, cei doi cromozomi XY să nu se separe între ei, ci să treacă împreună într-o singură celulă (spermatozoid), cealaltă celulă rămînînd fără nici un cromozom al sexului. Și în cursul formării ovulelor apar accidente similare. Se mai poate întîmpla ca în timpul diviziunilor celulare să se piardă unul din cei doi cromozomi sexuali. În urma fecundării unor astfel de gameți cu aberații în numărul cromozomilor sexului apar o serie de aberații în sexualizarea organismului format. Cu toate că, în general, deficiențele cromozomale sînt incompatibile cu viața, iar excesul de cromozomi dereglează dezvoltarea embrionului la om, astfel de aberații la nivelul cromozomilor sexului nu au aceleași efecte.

În urma unor studii minuțioase, efectuate în ultimii 20 de ani, s-a ajuns să se aprecieze frecvența anomaliilor numerice ale cromozomilor sexului și anume: la 400—500 de nou-născuți băieți, unul are 47 de cromozomi ($44A + XXY$); la fiecare o mie de nou-născuți fete, una are un cromozom X în plus ($44A + XXX$); la fiecare trei mii de fete una are un singur cromozom X ($44A + X$) și la fiecare 600—700 de băieți, unul are un cromozom Y suplimentar. Gama diversității este mult mai mare.

S-au descoperit femei cu 4 sau chiar 5 cromozomi X, bărbați cu 3 cromozomi X și doi Y etc.

Se apreciază că excesul de cromozomi X are efect negativ asupra dezvoltării mintale, deoarece frecvența acestei aberații a fost mai mare la bolnavii cu tulburări mintale.

Dintre multiplele anomalii în numărul cromozomilor sexului vom prezenta cîteva la om, cu consecințele lor.

Tipul XO. Aceasta înseamnă că organismul are un singur cromozom al sexului și că acesta este X, adică are 45 de cromozomi. Prezența unui singur cromozom X este insuficient pentru a asigura dezvoltarea și diferențierea sexuală și somatică normală a indivi-

dului. Dacă totuși embrionul supraviețuiește, gonadele nu se mai formează și rezultă un individ de sex femel. În timpul creșterii și dezvoltării încep să apară unele malformații somatice, cum sînt talie mică, gît palmat, anomalii cardiace, renale, scheletice, pubertatea nu apare și sterilitatea este obligatorie.

Tipul XO/XX este un mozaic, adică la același individ se găsesc două feluri de celule: unele cu XO și altele cu XX. Raportul între cele două tipuri de celule, ca și răspîndirea lor în organism sînt extrem de variabile. Se pare că gravitatea fenomenelor clinice este legată de răspîndirea și localizarea tipului XO. Atunci cînd tipul XX este majoritar (cazuri foarte rare), femelele sînt normale. În general, femelele cu un astfel de mozaic sînt sterile și prezintă malformații.

Tipul XO/XY este tot un mozaic, care provoacă un număr variat de tulburări ale gonadelor și ale tractului genital. Apar indivizi cu fenotip feminin și fără urme de țesut testicular, indivizi cu pseudohermafroditism masculin și alte anomalii de sexualizare.

Tipul XO/XYY este mai rar. Cu toate că are un cromozom Y în plus, dezvoltarea individului se face în sens feminin.

Tipul XXX și XXXX dă naștere la așa-zisele superfemele, care se manifestă, printre altele, prin apariția precoce a menopauzei și prin tulburări psihice.

Bărbați cu XX, teoretic nu pot exista, pentru că lipsește cromozomul Y cu genele masculinizante. Și totuși există asemenea stranie excepții: formarea de testicule într-un organism genetic feminin. La prima vedere s-ar părea că astfel de excepții ar dărîma una din cele mai solide teorii din biologie și anume sexualizarea genică. Explicația unor astfel de fenomene ar fi următoarea: bărbații cu XX au totuși material genic masculinizant pentru că o parte dintre genele din cromozomul Y au fost transferate pe alt cromozom sau că bărbații cu XX au avut un cromozom Y dar l-au pierdut după ce s-a asigurat dezvoltarea testiculelor.

Tipul XXY ia naștere cînd un ovul cu doi cromozomi X, se unește cu un spermatozoid Y, sau cînd un ovul X este fecundat de un spermatozoid cu XY. Singurul cromozom Y este suficient pentru a asigura dezvoltarea masculină a embrionului. Prezența unui cromozom X în plus, alături de unul sau doi cromozomi Y, antrenează în mod deosebit leziuni degenerative ale gonadei masculine. Bărbații XXY sînt sterili.

Femeile cu Y constituie o excepție foarte rară și foarte interesantă. Un astfel de individ ia naștere din fuziunea unui spermatozoid Y cu un ovul X. Embrionul format dezvoltă testicule normale. Dar în loc ca embrionul să se dezvolte ca un mascul se feminizează,

astfel că se naște o fetiță cu organe genitale care nu se deosebesc cu nimic de cele ale unei fete normale. Dezvoltarea și creșterea sînt normale. Pubertatea întîrzie, iar menstruația nu apare. Este o femeie cu testicule și cu cromozomi XY. Această tulburare este ereditară. Deși testiculul funcționează normal, organismul se dezvoltă ca și cum nu ar avea gonade și se feminizează. Se apreciază că la fiecare 10.000 de nou-născuți fete, una este, din punct de vedere genic, un băiat.

Bărbați cu YY. La fiecare 600—700 de băieți, unul are 47 de cromozomi, cromozomul suplimentar fiind un Y. Masculii cu doi cromozomi Y au fost numiți „dublu masculi” sau sindromul YY. La început s-a crezut că un cromozom Y în plus nu deranjează dezvoltarea normală a organismului respectiv. În urma unor cercetări făcute printre diverși delicvenți închiși în institute speciale s-a găsit un număr mult mai mare de indivizi cu YY decît s-au găsit în populație.

Alți cercetători susțin că Y-ul suplimentar nu ar avea nici o influență asupra comportamentului indivizilor afectați deoarece aceștia nu se deosebesc prin nici o particularitate somatică de semenii lor, normali din punct de vedere citologic. Indivizii afectați, analizați din punct de vedere psihic, prezintă o situație diferită și complicată.

Noel (1974), citat după C. Maximilian (1977), care a urmărit un grup mare de bărbați cu YY, afirmă: „Se pare că toți bărbații cu YY devin ocazional agresivi și se comportă impulsiv cînd sînt frustrați. Grupul de control arată o mai mare toleranță în această privință. Îndeosebi indivizii XYY, cu coeficient de inteligență sub medie, sînt imaturi și instabili, par să aibă un prag coborît pentru controlul agresivității în situații de frustrare sau de provocare.” Din cele expuse s-ar putea deduce că o parte din masculii cu YY manifestă anumite particularități psihologice, ceea ce ar permite să fie identificați după comportamentul lor.

Aceste păreri și ipoteze nu sînt acceptate de toți geneticienii. Unii susțin contrariul, afirmînd că bărbații cu YY nu se deosebesc cu nimic de bărbații normali. Mai mult, s-a ajuns la punctul de vedere ca astfel de cercetări să sisteze, ceea ce s-a și acceptat. De exemplu, la Universitatea Harvard din SUA s-a început, cu mult timp în urmă, să se studieze cariotipul tuturor nou-născuților, pentru ca masculii cu YY să fie urmăriți în dezvoltarea lor (bineînțeles cu toată discreția necesară), cu scopul de a fi avizați părinții copiilor pentru a le crea un mediu ambiant cît mai propice, în căutarea celor mai bune mijloace de a elimina factorii favorizanți ai agresivității.

O atitudine categorică față de cele două păreri contradictorii, pe baza observațiilor făcute de diverși cercetători, este foarte greu de exprimat. Totuși se poate afirma că ambele poziții sînt exagerate, pentru că nu se poate spune că toți bărbații cu YY sînt niște criminali înnașcuți. Aceasta ar însemna ca toți bărbații cu asemenea moștenire să se găsească în închisori, ceea ce nu corespunde realității; majoritatea bărbaților cu YY se încadrează în mod normal în viața socială fără a avea cunoștință de anomalia ce o poartă.

Dintre cele mai importante consecințe a unor anomalii cromozomale, ca cele menționate și altele multe ce pot să apară, specificăm avortul spontan. Eliminarea embrionilor afectați se face în primele luni de viață intrauterină. S-a constatat că circa 70% dintre embrionii avortați în primele 6 săptămîni au o anomalie cromozomală. Incidența scade la 50% pentru embrionii mai mari de 6 săptămîni, dar mai mici de două luni și jumătate și, la 20%, la cei care au supraviețuit pînă la 5 luni. În medie, jumătate dintre avorturile spontane sînt urmarea unor anomalii cromozomale. Astfel de avorturi sînt, în ultimă instanță, consecințele selecției naturale, pentru a apăra integritatea speciei umane.

Ginandromorfismul este un caz anormal de sexualizare a unor organisme unisexuate, care au pe unul și același individ caractere și însușiri ale ambelor sexe. Ginandromorfismul poate fi de diferite forme și intensități, și anume de la indivizi care posedă organele funcționale ale ambelor sexe, pînă la apariția pe același individ a unui mozaic de țesuturi masculine și femele. Cu toate acestea, tipurile de ginandromorfism se pot rezuma la trei, și anume: lateral, cînd o jumătate a corpului are caracterele sexului femel, iar cealaltă jumătate a sexului mascul (acest tip de ginandromorfism afectează și organele sexuale); antero-posterior, cînd partea anterioară a corpului poartă caracterele unui sex, iar partea posterioară a celuilalt sex; în mozaic, cînd părți ale corpului de un sex sînt intercalate cu părți caracteristice sexului opus.

Un caz de ginandromorfism lateral a fost studiat la *Drosophila*. Prin încrucișarea unei femele cu ochi albi și aripi scurte (wwm) cu un mascul cu ochi roșii și aripi normale ($w^+w^+m^+m^+$), în F_1 au apărut, în mod normal, numai indivizi cu ochi roșii și aripi normale (w^+wm^+m). Uneori, se observă și fenomenul de ginandromorfism. Care este cauza? Datorită unor condiții neobișnuite, la prima diviziune a zigotului cu genotip femel, se întîmplă ca unul din cromozomii X, și anume cel cu alele dominante w^+m^+ , să se piardă într-una din celulele-fiice, luînd naștere o celulă cu garnitura XX și alta cu X. Partea corpului care va lua naștere din prima celulă va fi de sex femel, cu ochii roșii și aripă normală, iar cealaltă jumă-

tate a corpului, care va lua naștere din a doua celulă, va fi de sex mascul, cu ochi albi și aripă scurtă, pentru că genele recesive w și m din cromozomul X sînt în stare hemizigotă (fig. 5.10).

Pe baza studiului citologic făcut asupra celulelor din cele două jumătăți diferite ale corpului s-a constatat că în jumătatea femelă sînt doi cromozomi X , iar în jumătatea masculă este numai un cromozom X .

Dacă eliminarea cromozomului amintit are loc la a doua diviziune mitotică a zigotului, atunci numai $1/4$ din corpul individului respectiv va purta caracterele sexului mascul. Deci, cu cît apare mai tîrziu eliminarea unui cromozom X din celulele somatice, în procesul dezvoltării embrionare, cu atît mai mică va fi porțiunea de țesut mascul în cadrul individului.

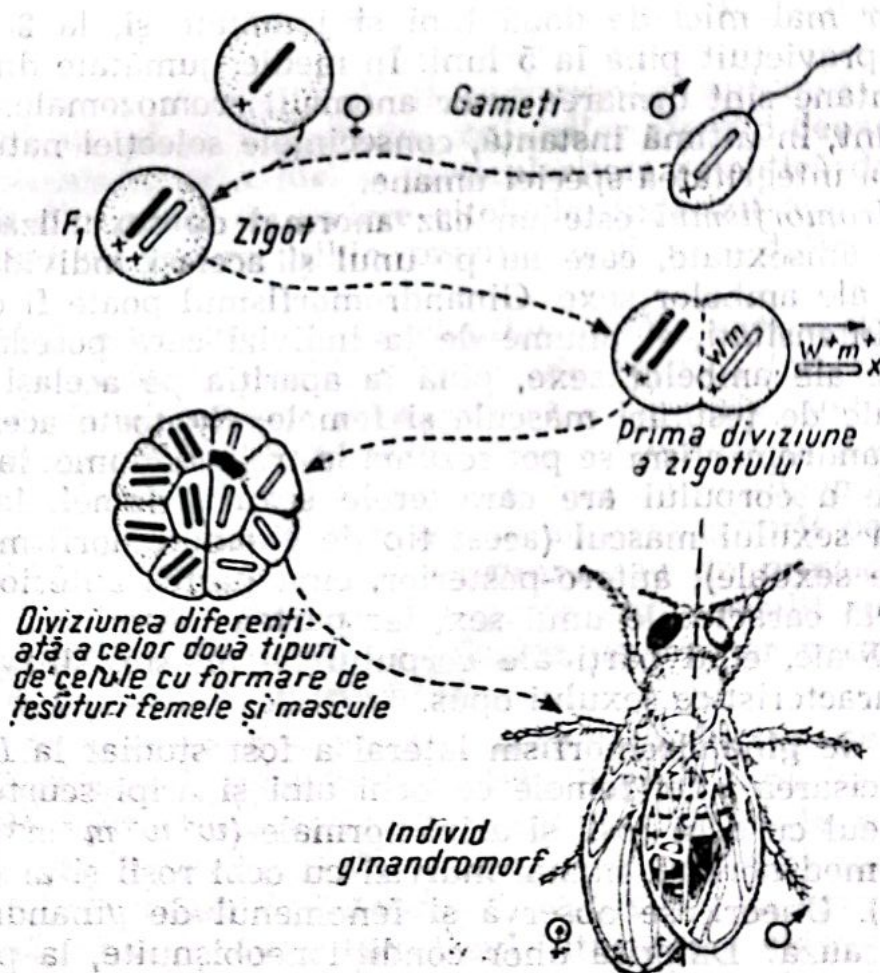


Fig. 5.10. Originea ginandromorfismului la *Drosophila melanogaster*, prin pierderea unui cromozom X la prima diviziune a zigotului (după A. M. Srb, R. D. Owen și R. S. Edgar, 1965).

Fenomenul de ginandromorfism a fost observat la insecte, la păsări, la șoareci (unele mozaicuri de culoare), la om și la unele plante. La plante și la vertebratele superioare e mai greu să distingem fenomenul de ginandromorfism de intersexualitate.

La vertebrate, starea de ginandromorfism se explică și printr-o dereglare în secreția hormonilor sexuali. Se știe că fiecare glandă sexuală secretă hormonii sexului propriu într-o cantitate abundentă, și, în același timp, secretă și hormonii sexului contrar într-o cantitate foarte mică. Atunci când glanda sexuală secretă propriul ei hormon într-o cantitate mai redusă și hormonul sexului opus într-o cantitate mai abundentă, hormonul propriu nu va putea acționa în toate regiunile corpului, dat fiind că nu atinge pragul său de eficiență. În aceste regiuni, va acționa hormonul sexual contrar, ceea ce va face ca organismul să prezinte un mozaic de caractere sexuale secundare opuse. La unele păsări, de exemplu, penajul este de tip mascul pe o parte a corpului și de tip femel pe cealaltă, cu o linie de demarcație mai mult sau mai puțin distinctă.

5.1.7. CRITICA TEORIEI PRIVIND ROLUL PREPONDERENT AL CROMOZOMILOR SEXULUI ÎN DETERMINAREA SEXELOR

Teoria privind rolul preponderent al cromozomilor sexului în determinarea sexelor, ca orice teorie lansată într-o problemă sau alta, are unele lacune și aspecte discutabile. În primul rând, determinarea unui sex sau altul nu este întotdeauna un „monopol” al acestor cromozomi „speciali”, adică al cromozomilor sexului. De exemplu, s-au făcut inițial unele generalizări pripite privind rolul „autoritar” al cromozomului Y în determinarea sexului mascul. Cercetări recente au demonstrat însă că, dacă într-adevăr la *Drosophila* cromozomul Y, care este lipsit de gene ale sexualizării, poate să lipsească în unele cazuri și totuși se realizează sexul mascul, în schimb la om și la alte viețuitoare, cromozomul Y conține gene ale sexului și are un rol important în determinarea sexului mascul.

În unele cazuri nu există o concordanță între formula cromozomilor sexului și sexul individului. Referindu-ne, de exemplu, la afide, ouăle partenogenetice, care au cromozomi ai sexului identici, produc indivizi de sexe diferite (M. N. Stevens, 1905), sau dimpotrivă, la insecta *Metapodius femoratus*, s-au descoperit formule foarte diferite ale cromozomilor sexului în cadrul aceleiași sex, după cum, J. Gross (1912) constată aceeași formulă a cromozomilor sexului atât la celulele masculine cât și la cele femele, la două specii de insecte.

Și la vertebrate apar uneori unele neconcordanțe între formula cromozomilor sexelor și natura sexului. De exemplu, atunci când se suprimă ovarul stâng de la embrionul de găină, se dezvoltă testiculul din ovarul drept și respectivul mascul va avea cromozomii sexului femel. Toate cazurile de inversare a sexului, care se produc la vertebrate prin acțiunea diferiților factori, au formula inițială a cromozomilor sexului.

Încă un motiv pentru care nu se poate atribui determinarea sexelor numai cromozomilor sexului este și faptul că acest tip special de cromozomi se cunoaște numai la un număr relativ restrâns de specii gonocorice. Dintre vertebrate, numai la mamifere s-au identificat cu certitudine cromozomii sexului. Ei lipsesc cu desăvârșire la amfibiile urodele și chiar la unele anure, ca *Rana myosa*, *R. nigromaculata* și *Bufo bufo*.

Uneori, cromozomii sexului apar fie înainte de fecundare fie după determinarea sexului. De exemplu, la *Phylloxera caryocarpulus* apar generații de femele partenogenetice cu XX. Când apare generația sexuată se formează ovule mari cu XX, din care vor rezulta femele, și ovule mai mici cu X, din care vor rezulta masculi. Aceasta înseamnă că ovulele cu un singur X au pierdut celălalt cromozom X în urma unor modificări ce au avut loc înainte de fecundare. La viermele *Angiostomum*, cromozomii sexului apar numai după determinarea sexului (V. Preda, 1968).

Numărul exemplurilor, care să infirme rolul hotărâtor și prezența indispensabilă a cromozomilor sexului în determinarea sexelor, este destul de mare. Cu toate acestea, sînt mai multe date care confirmă faptul că sexul este determinat numai de cromozomii sexului, chiar și atunci când nu sînt diferențiați de autozomi ca formă, mărime și structură.

După cum vom vedea, adepții teoriei metabolice a determinării sexului consideră cromozomii sexului numai ca o expresie morfologică a unei stări metabolice ereditare și nicidecum cauza determinantă a sexualității. După adepții acestei teorii, cromozomii sexului ar fi doar efectele unei stări metabolice determinate ereditar (V. Preda, 1968).

5.2. TEORIA METABOLICĂ A DETERMINĂRII SEXELOR

Teoria metabolică a determinării sexelor neagă în primul rînd rolul exclusiv al cromozomilor sexului în determinarea sexelor. Sexul, în acest caz, nu se stabilește în momentul fecundării ci după

aceea, sub acțiunea unui complex de factori interni și externi, deci sub acțiunea condițiilor de viață ale organismului în dezvoltarea sa ontogenetică. Teoria metabolică a determinării sexului este de fapt o *teorie epigamică* privind sexualizarea. Plecând de la bipotențialitatea sexuală a organismului embrionar tânăr, se susține că unisexualitatea gonadei apare mai târziu și este rezultatul condițiilor de viață care imprimă organismului un anumit tip de metabolism. Așadar, *tipul de metabolism* ce se realizează în urma interrelațiilor dintre potențele ereditare și acțiunea condițiilor de dezvoltare ar determina sensul direcției pe care îl ia sexualitatea și ar putea chiar modifica însuși patrimoniul ereditar. Specificitatea acestui metabolism ar constitui de fapt baza și cauza primordială a determinismului și diferențierii sexuale. Deci, natura sexului ar depinde exclusiv de natura metabolismului ovular și embrionar, directivat de natura condițiilor de dezvoltare.

Starea specifică a metabolismului este un mod de exteriorizare a unei anumite constituții ereditare. Manifestarea metabolismului specific este de o labilitate foarte mare. Apreciem ca fiind foarte clar și succint modul cum V. Preda (1968) caracterizează teoria metabolică a determinării sexului: „Fondul metabolic al oului, al primelor stadii de dezvoltare a embrionului și a aparatului sexual, este bisexual, dar conține tendința de prevalare a unuia din cele două sexe. Această tendință, care depinde de natura eredității părinților, nu este un fenomen întâmplător, ci un fenomen riguros dependent, în primul rând, de particularitățile ereditare ale fiecărei specii. Ea nu ar rezulta deci din întâlnirea întâmplătoare a gameților în procesul de fecundare ci apare ca o proprietate legată de natura ereditară a gameților, natură creată în filogeneză prin acțiunea condițiilor de mediu“ (pag. 97). În continuare prezentăm câteva fapte pe care se fundamentează teoria metabolică a determinării sexelor.

5.2.1. DEOSEBIRI BIOCHMICE ȘI HISTOLOGICE ÎNTRE MASCUL ȘI FEMELĂ LA EMBRION ȘI ADULT

După unii autori, sexul femel ar fi determinat de aspectul dominant anabolic, iar sexul mascul de caracterul dominant catabolic al metabolismului.

Alți cercetători susțin că la organismele embrionare la care predomină un anabolism lipidic se va dezvolta sexul femel, iar la organismele la care predomină un metabolism protidic se va dezvolta sexul mascul.

Adepții teoriei metabolice susțin că determinarea sexului în ontogeneză depinde, într-o oarecare măsură, de caracterul metabolismului din perioada dinaintea împerecherii. După ei, raportul dintre sexe depinde de tipul de metabolism care se transmite la descendenți prin celulele sexuale.

V. Preda (1968), în monografia *Determinarea și diferențierea sexuală la vertebrate*, abordând problema probabilității transmiterii prin celulele sexuale a unui tip anumit de metabolism, care ar determina genetic sexul, face o foarte reușită caracterizare a sexului mascul și a sexului femel, rezumând diferențele care există la cele două sexe în țesuturile organismelor mamifere adulte:

Caracteristicile fizico-chimice, biochimice și metabolice	La sexul mascul	La sexul femel
— cantitatea de apă — absorbția oxigenului — refacerea potențialului de oxidare — potențialul oxidoreductor — sinteza lipidelor — grăsimile au un punct de fuziune — cantitatea de acizi oleinici — proteinele conțin lizină, arginină și cistină	mică intensă intensă ridicat scăzută înalt crește multă	mare scăzută scăzută scăzut mărită scăzut scade mai puțină, dar mai multă histidină
— eliminarea produșilor azotați de degradare proteică (uree, creatină) — procent de hemoglobină în sânge — activitatea unor fermenți (catalaza, peroxidaza, arginaza) — procent de fosfor, calciu și grăsimi în sânge — schimburile de substanțe — metabolismul bazal	redusă mare crescută redus intense ridicat, predominând procesele catabolice	ridicată mic scăzută ridicat scăzute scăzut, predominând procesele anabolice

În acest caz, sexul este determinat de intensitatea metabolismului unui sex sau altul. Această orientare a sexualității inițiale va fi perfectată, respectiv consolidată apoi de condițiile de dezvoltare.

5.2.2 SCHIMBAREA NATURALĂ A SEXULUI ÎN ONTOGENEZA

Sub acțiunea unor factori externi abiotici și biotici și a unor factori interni este posibilă schimbarea sexului atât la nevertebrate cât și la vertebrate, atât la plante inferioare cât și la cele superioare.

Dintre factorii externi abiotici amintim temperatura, felul și calitatea hranei, salinitatea mediului, anotimpul ș.a., iar dintre factorii biotici a fost studiată acțiunea suprapopulației. Acțiunea factorilor interni se poate exprima prin: caracterul metabolismului părinților, vârsta părinților, supramaturarea ovulelor, gradul de prolificitate al perechilor parentale ș.a.

5.2.3. SCHIMBAREA ARTIFICIALĂ A SEXULUI ÎN ONTOGENEZA

Problema găsirii unor metode de modificare a sexului sau a raportului dintre sexe atât la animale cât și la plante a constituit și continuă a fi preocuparea multor biologi. Pornind de la observațiile făcute în natură, privind schimbarea sexului, s-au imaginat mai multe procedee, în primul rând o serie de condiții de mediu, pentru realizarea scopului propus: crearea sexului dorit, „dirijarea” determinării și diferențierii sexelor la plante și animale. Factorii utilizați pentru atingerea scopului propus sînt în majoritate cei care acționează asupra organismelor în condiții naturale. Dintre factorii externi, pe lângă temperatură, supramaturarea ovulelor, hrană, salinitatea mediului, se mai poate acționa și cu ultrasunete și diferite substanțe chimice. În ceea ce privește factorii interni se ia în considerare, în primul rând, rolul hormonilor sexuali în determinarea sexului.

5.2.4. HORMONII SEXUALI ȘI DETERMINAREA SEXELOR

În determinismul sexual, pe lângă cromozomii sexului, autozomii și mediul exterior, mai intervin și alți factori a căror acțiune se întrepătrunde, dintre care un rol important îl au hormonii.

Hormonii sînt substanțe chimice elaborate în celule (citohormoni), țesuturi (histohormoni) sau organe speciale (glande endocrine la animale) purtătoare a unei „informații chimice” care funcționează ca stimul morfogenetic sau ca excitant fiziologic. De obicei, hormonii acționează la distanță de locul în care au fost elaborați; chiar și etimologic hormoni înseamnă „excitant” (uneori hormonii au și acțiuni inhibitoare). Spre deosebire de vitamine și enzime, hormonii acționează în concentrații foarte mici. Încă o caracteristică a hormonilor este aceea că, într-o mare măsură, nu au specificitate de specie. Din multiplele cercetări efectuate rezultă că rolul hormonilor în sexualizare și în exteriorizarea fenotipică a caracteristicilor

unui sex sau altul este de necontestat și adesea hotărîtor. De exemplu, la mamifere, sexualizarea embrionară este o etapă controlată de hormonii gonadei embrionare. Așa cum s-a mai menționat, gonadele inițiale ale embrionului sînt bipotențiale din punct de vedere sexual. Dacă în timpul diferențierii sexului se dezvoltă cu precădere țesutul cortical (stratul extern al gonadei), împiedicînd astfel dezvoltarea țesutului medular (stratul intern al gonadei), gonadele se transformă în ovare. Cînd se dezvoltă țesutul medular în detrimentul celui cortical, gonadele se transformă în testicul.

Procesul de diferențiere a sexului, îndeosebi a caracterelor sexuale secundare, este condiționat, la multe animale, și de hormonii secretați de glandele endocrine (cu secreție internă), de straturile cortical și medular ale gonadelor și mai tîrziu de glandele sexuale. Ovarele și testiculele au fiecare o funcție comună: ele sînt responsabile pentru producerea elementelor sexuale primare ale sexului, a ovulelor, respectiv a spermatozoizilor, ca și a caracterelor sexuale secundare, care sînt controlate de hormonii sexului.

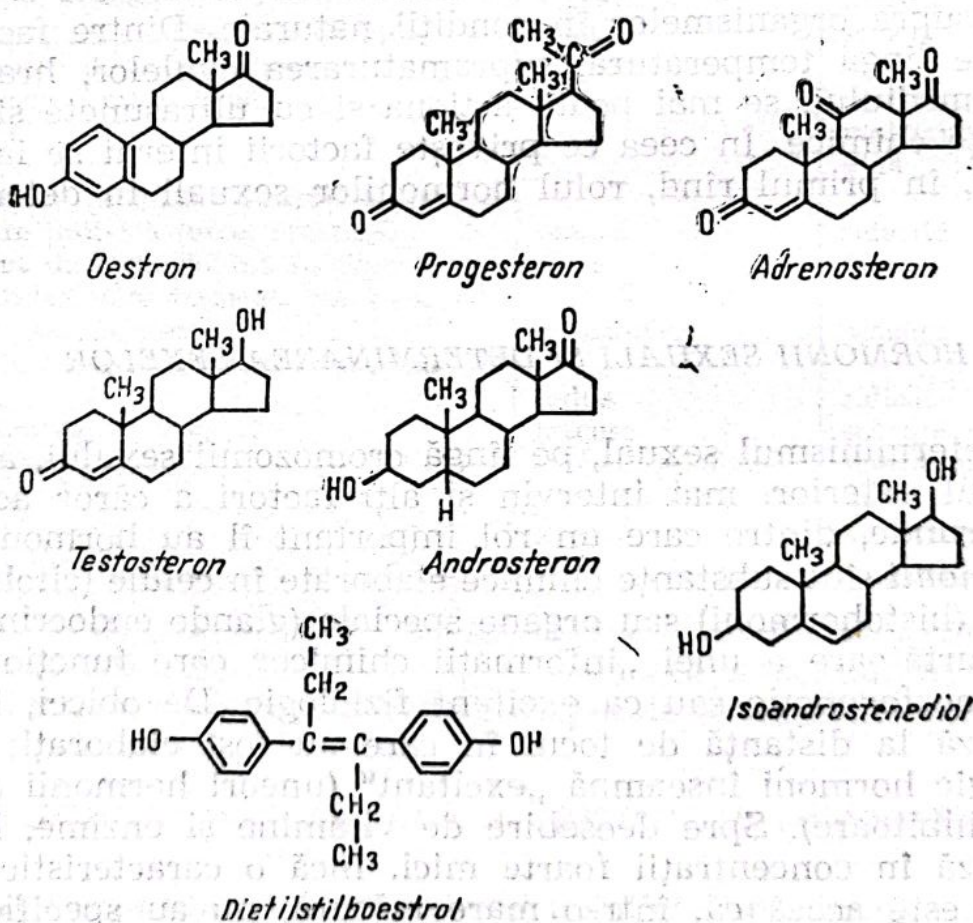


Fig. 5.11. Formulele chimice ale hormonilor sexului (după J. A. Serra, 1968).

Hormonii sexuali sînt substanțe sterioide cu o structură chimică asemănătoare colesterolului. Ovarul produce hormonul *oestradiol*, iar celulele corpului galben sintetizează *progesteronul*, care are rolul de a prepara uterul pentru implantarea oului și începerea dezvoltării embrionare. La conturarea trăsăturilor caracteristice sexului femel, mai contribuie, prin secreția lor, tiroida și medulosuprarenala. Testiculul, la masculi, produce hormonul *testosteron*, care are rol dominant. Acestui hormon la om i se asociază hormonii glandei corticosuprarenale și hormonul de creștere hipofizar. Toți acești hormoni contribuie la formarea trăsăturilor caracteristice sexului mascul. În figura 5.11. sînt date formulele chimice ale hormonilor sexului.

Ambele sisteme hormonale se găsesc atît la sexul feminin, cît și la sexul masculin, dar la fiecare sex apare o activitate predominantă în sistemul hormonal caracteristic. Din cele expuse trebuie reținut și faptul că unii hormoni au rol dominant, alții au rol de asociație, ce contribuie la conturarea unor trăsături subtile, caracteristice fiecărui sex.

Dintre multiplele exemple care atestă rolul hormonilor în determinarea sexuală amintim cazul viermelui de mare, *Bonellia viridis*, studiat de F. Baltzer din mai multe puncte de vedere, inclusiv din punctul de vedere al rolului hormonilor în sexualizare. La specia amintită, femela atinge 10—20 cm lungime, iar masculul numai cîțiva milimetri (fig. 5.12). Larvele născute din ouă fecundate sînt nediferențiate ca sex. Diferențierea sexelor se face în funcție de felul de viață al larvelor. Larvele care înoată libere în apa de mare și apoi se fixează de un anumit suport se transformă în femele. Larvele care rămîn și trăiesc fixate la oviductul

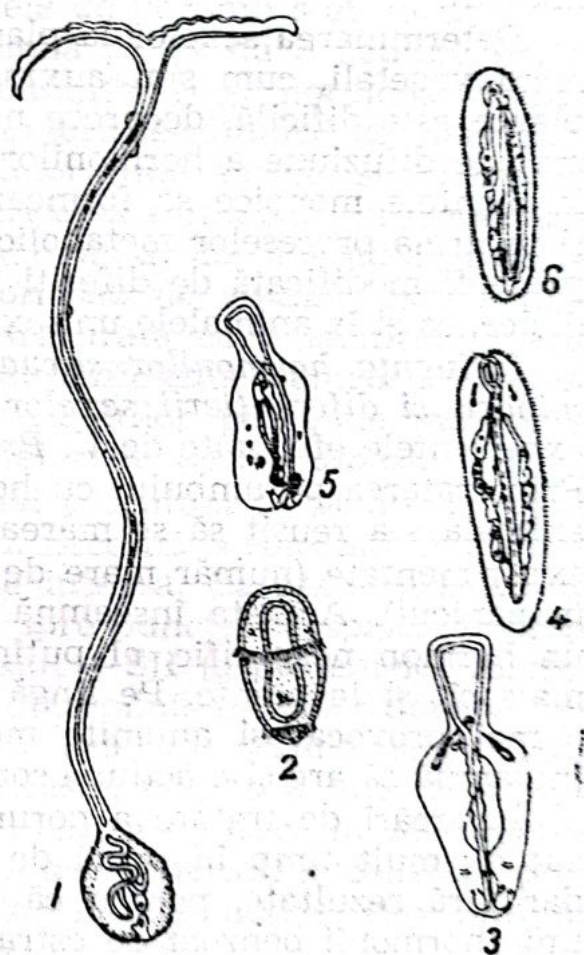


Fig. 5.12. Dimorfismul sexual și inversiunea sexului la *Bonellia viridis*: 1 — femelă adultă; 2 — larvă liberă fără diferențiere sexuală; 3 — transformarea larvei într-un individ femel; 4 — mascul matur; 5 — intersex puternic feminizat; 6 — intersex puternic masculinizat.

(trompa) mamei mature devin de sex mascul. Dacă o astfel de larvă se detașează de oviduct mai devreme devine intersex, cu o puternică tendință de feminizare. Dacă o larvă liberă se fixează de trompa mamei, tot în primele faze ale dezvoltării, devine un intersex sau un mascul veritabil.

F. Baltzer explică fenomenul prin influența care o exercită asupra larvei, inițial nediferențiată sexual, anumite substanțe secrete de oviductul femel și care au influență asupra determinării sexului. *W. Novinski* (1934), plecând de la această ipoteză, a reușit să schimbe sexul larvelor acționând asupra lor cu extract din oviduct, iar *V. Danciakoff* (1935) a provocat inversarea fenotipului sexual prin acționarea asupra larvelor cu hormoni sexuali femeli sau masculi.

Determinarea sexelor la plante este și ea sub controlul unor hormoni vegetali, cum sînt auxinele. Studiarea hormonilor sexuali la plante este dificilă, deoarece nu există glande sexuale și nici sistemul de difuziune a hormonilor sexuali. Hormonii masculi și femeli la plantele monoice se formează în cursul dezvoltării ontogenetice și în urma proceselor metabolice. De aceea, proporția lor cantitativă poate fi modificată de diferiți factori externi și interni. La plantele dioice, ca și la animalele unisexuate, apare o bipotențialitate sexuală.

Influența hormonilor sexuali de origine animală asupra determinării și diferențierii sexelor la plante. În acest sens menționăm experiențele efectuate de *V. Preda* și colab., (1968); *C. Panfil* (1972). Prin tratarea porumbului cu hormonul gonadotrop corial de origine animală s-a reușit să se mărească gradul de feminizare a plantelor experimentate (număr mare de știuleți și apariția în masă de boabe în panicul). Aceasta înseamnă că hormonul gonadotrop corial este un hormon nespecific, el putînd modifica sexualitatea atît la animale cît și la plante. Pe lîngă o feminizare a plantelor de porumb a mai provocat și anumite modificări ale taliei acestora, ceea ce înseamnă că are și o acțiune somatotropă.

Încercări de tratare a porumbului cu hormoni animalii s-au făcut cu mult timp în urmă de *M. Rose* și *M. Hamon* (1939, 1940), dar fără rezultate, pentru că au folosit soluții uleioase de foliculină (hormonii benzoat de estradiol și propionat de testosteron) care au o solubilitate foarte slabă și nu pătrund în cantitate suficientă în plante. Cînd astfel de hormoni au fost administrați în sol, spre a fi oferiți rădăcinilor unor plante, ei au fost absorbiți de unii constituenți ai solului, în plus fiind utilizați de unele microorganisme din mediu.

Hormonul gonadotrop corial (de natură proteică) este solubil în apă, deci poate fi ușor absorbit de plante, iar modul de aplicare

nu lezează cu nimic plantele. Deși este un hormon cu greutate moleculară mare, el poate fi totuși transportat în plante așa cum moleculele polimerice sint transportate de sistemul vascular al plantelor.

Problema rolului hormonului gonadotrop corial (H.G.C.) în sexualizare la plante a fost amplu studiată de dr. *Ariana Protase* de la I.M.F. Cluj-Napoca și prezentată în lucrarea de doctorat intitulată *Acțiunea hormonului gonadotrop corial animal asupra proceselor de creștere și diferențiere sexuală la porumb* (1974). Vom enumera câteva dintre concluziile formulate de dînsa pe baza studiilor efectuate.

— În urma tratamentelor cu hormonul gonadotrop corial, unele caractere pozitive provocate la plantele de porumb s-au menținut și în următorii trei ani. Aceasta înseamnă că există o acțiune sinergică între H.G.C. (factor extern administrat) și hormonii proprii plantelor, cărora factorul stimulatîv extern le-a întărit acțiunea specifică. Hormonii de creștere ai plantelor fiind auxina și giberelina, H.G.C. le amplifică acțiunea stimulatîvă. El stimulează probabil producerea (în cantitate mai mare și mai rapid) de giberelină, care se știe că determină alungirea plantelor, sau de auxină, care stimulează diviziunile. Sînt experiențe care arată că o cantitate foarte mică de giberelină (1/100 μg) a fost suficientă pentru a stimula creșterea în lungime a tulpinilor varietăților pitice de mazăre și porumb și stimularea creșterii plantelor de *Urtica dioica*.

— Metabolismul proteic apare mai accentuat la plantele tratate care, prin dezvoltarea lor mai rapidă, necesită o cantitate mai mare de proteine în punctele de activitate intensă. Ca atare, acestea nu vor fi stocate în celulă ci vor migra spre punctele respective. Creșterea cantității de proteine cu radicalul —SH (a proteinelor morfologic active), sub acțiunea H.G.C., determină o aprovizionare ritmică a substanțelor plastice din toate celelalte organe de creștere. Stocarea acestora, mai ales în protoplaste, denotă o hiperproducție proteică ce nu poate fi folosită pe măsura producerii. Menținerea unor caractere somatice de-a lungul a trei generații este efectul probabil al măririi stabilității proteinelor morfogenetice, care sînt în cantitate mai mare la plantele tratate.

Creșterea vegetativă este caracterizată printr-o proteosinteză accentuată cu formarea protoplasmei noi. Intensificarea proteinelor cu radicalul —NH₂ în plantele tratate duce la mărirea masei vegetative.

— Sporirea activității sintetice a citoplasmei duce la mărirea cantitativă a acizilor nucleici. Așadar, se poate conchide că H.G.C. intensifică metabolismul acizilor nucleici și raportul lor în diferi-

tele organe ale plantei tratate, dînd naștere la acumularea proteinelor în cursul creșterii și dezvoltării. Există deci o sinteză morfogenetică cu o natură strict determinată care se poate transmite sub forma unei adaptări evolutive favorabile. Tocmai aici rezidă explicația menținerii caracterului de vigurozitate sporită a plantelor tratate timp de trei ani consecutivi.

— Creșterea notabilă a cantității de mucopolizaharide, ca și a întregului metabolism celular, are drept consecință intensificarea procesului de fotosinteză în plantele tratate.

Experiențe pentru a pune în evidență rolul hormonilor sexuali la vertebrate (parabioza, extirparea gonadelor embrionare, tratamente cu hormoni ș.a.).

Parabioza

Parabioza în biologia experimentală înseamnă o stare fiziologică în care se găsesc doi indivizi diferiți care se mențin artificial într-o circulație sanguină comună prin anastomoză vasculară sau prin grefe de organe, transfuzii de sînge, conviețuirea unor organe diferite în culturi de organe etc.

Prin parabioză în cupluri heterosexuale (fuzionarea mecanică între două organisme embrionare de sexe diferite) se realizează fenomenul de *freemartinism*, care apare în mod natural în cazul unor gemeni de sexe diferite, cînd femelele au unele caractere sexuale masculine și adesea sînt sterile. F. R. Lilie (1946), care a studiat acest fenomen, arată că freemartinismul apare numai atunci cînd cele două placentele fuzionează și are loc un schimb de sînge între doi embrioni de sexe diferite. Influențarea sexului femel de către sexul mascul se datorește faptului că hormonii sexuali masculi sînt produși ceva mai devreme decît cei femeli și trec de la embrionul mascul la cel femel pe care îl influențează în procesul de sexualizare. Dacă placentele nu fuzionează nu apare fenomenul de freemartinism, iar gemenii de sexe diferite sînt normali. La taurine apare în circa 92% din cazuri de gemeni de sexe diferite, cu consecințele caracteristice asupra sexului femel.

O parabioză naturală, însoțită de freemartinism, apare la embrionii de găină, de rață, proveniți din ouă duble. Embrionii masculi (sexul mascul la păsări este homogametic) rezultați din astfel de ouă prezintă întotdeauna o slabă feminizare a testiculelor din cauza resorbției substanțelor estrogenice care se găsesc în cele două gălbenușuri, o cantitate dublă față de ceea ce se găsește în embrionul normal (J. V. Ruch, 1961).

Parabioza indusă în cupluri heterosexuale a dat rezultate interesante — apariția freemartinismului — la unii amfibieni. De exem-

plu, la *Amblystoma tigrinum*, parabiontul mascul adesea inhibă creșterea individului de sex femel și îl masculinizează.

Parabioza prin transplantarea de gonade embrionare sau *parabioza experimentală prin grefe* constă în transplantarea gonadelor unui sex la un individ de sex opus, care a fost în prealabil castrat. De exemplu, la embrioni de *Amblystoma* (un amfibian) s-a implantat un primordiu genital nediferențiat de la sexul opus și s-a constatat că sexul se modifică conform sexului gazdei (a portgrefei) și că sexul mascul domină aproape întotdeauna. Când s-a grefat primordiu sexual mascul pe gazde de sex femel, s-a observat o inhibiție corticală a gonadei femele. Când s-a grefat primordiu sexual femel pe gazde masculine, grefele respective s-au transformat în testicule. La *Triton* și la *Hynobius*, când s-au grefat testicule embrionare diferențiate sau mature pe gazde femele adulte s-a constatat o schimbare completă a sexului femel spre cel mascul.

Au fost efectuate grefe de gonade și la mamifere (iepure, șobolani) cu aceleași efecte ca și la amfibieni și anume prevalarea gonadei masculine asupra celei femele, adică invers situației menționate la păsări. Explicarea fenomenului de predominare a unei gonade de un sex asupra gonadei de sex opus — prin fenomenul de freemartinism — rezidă în faptul că hormonii sexuali masculi au o acțiune mai puternică la amfibieni și mamifere, pe când hormonii sexuali femeli au o acțiune mai puternică la păsări. Cu alte cuvinte, hormonii sexului heterogametic au o influență preponderentă asupra hormonilor sexului homogametic.

Parabioza prin culturi de organe este o metodă care a permis realizarea parabiozei heterosexuale *in vitro*. De pildă, au crescut împreună, în culturi de organe, gonade stîngi de la embrionul femel de găină din ziua a 7—10-a de incubație și fragmente testiculare stîngi de la embrionul mascul de găină din ziua a 9—10-a de incubație. După cinci zile de cultură s-au constatat, în fragmentele testiculare, simptome de intersexualitate. În aceste condiții, ovarul este capabil să feminizeze testiculul. La păsări, așa cum am mai menționat, testiculul nu influențează niciodată dezvoltarea ovarului (după V. Preda, 1968).

La mamifere, cultivarea heterosexuală a ovarului și a testiculului de iepure, sau de șobolan, provoacă la iepure o oarecare întârziere în dezvoltarea ovarului (testiculul inhibă puțin dezvoltarea ovarului, datorită freemartinismului), iar la șobolan nu apare nici un efect.

S-au efectuat experiențe *in vitro* de asociere (în cultură de organe) de organe genitale embrionare aparținătoare la clase sau

specii diferite, organisme foarte îndepărtate filogenetic. Rezultatele sînt neconcludente. Ceea ce se poate totuși stabili este faptul că în astfel de condiții embrionul nu mai reacționează specific la influențele străine.

Parabioza prin transfuzie de singe de la animale adulte (singe care conține hormoni sexuali ai animalului adult) la embrioni. Cercetările efectuate de V. Preda și colab. (1962) arată că injectarea de singe de la cocoși adulți în vezicula alantoidiană a embrionilor de găină de 5 zile de incubatie provoacă o masculinizare a gonadelor embrionilor femeli. Injectarea de singe de la găini adulte în vezicula alantoidiană a embrionilor de găină de 5 zile de incubatie provoacă superfeminizarea femelelor și feminizarea gonadelor embrionilor masculi.

Extirparea gonadelor embrionare (castrarea)

Castrarea sau gonadotomia înseamnă eliminarea gonadei masculine sau femele. Prin această acțiune s-a demonstrat, în primul rînd, că gonadele au un rol important în dezvoltarea organelor și funcțiilor sexuale, precum și în manifestarea caracterelor sexuale secundare.

La păsări, castrarea testiculelor embrionilor masculi la găină sau la rață provoacă o conformație femelă (atrofierea canalelor Wolff și dezvoltarea canalelor Müller).

Castrarea embrionului femel la găină duce la atrofierea canalelor Wolff și persistența canalelor Müller, adică o evoluție spre masculinizare.

La mamifere, castrarea înainte de diferențierea sexuală duce la feminizare. De exemplu la șoareci, castrarea testiculului fetal duce la feminizarea organelor genitale externe. Castrarea iepurilor masculi între a 18-a și a 21-a zi a gestației provoacă o diferențiere femelă. Castrarea după 22—24 de zile de gestație duce la apariția de tipuri intermediare între masculi și femele. După 24 de zile de gestație, castrarea nu mai are nici un efect asupra diferențierii sexelor.

Din experiențele de castrare reiese că atrofierea canalelor Wolff și dezvoltarea pe mai departe a canalelor Müller par a fi independente de natura gonadei castrate. Dovadă este că dezvoltarea conductelor genitale amintite are loc atît la îndepărtarea testiculelor cît și la îndepărtarea ovarelor, într-o etapă precoce de dezvoltare a mamiferelor.

Tratamente hormonale

În unele experiențe s-au administrat hormoni sexuali masculi sau femeli prin injecții, în hrană, în apă etc. cu scopul de a influența determinarea sexului sau de a „redetermina” sexul unui organism cu un sex anumit.

Acțiunea hormonului sexual mascul (androgen) a dat cele mai spectaculoase rezultate la pești și la amfibieni.

T. O. Yamamoto (1961), experimentînd pe specia de pește *Oryzias latipes*, a administrat timp de cîteva luni hormoni sexuali în hrana animalelor tinere și a reușit să obțină o influență puternică, privind determinarea și diferențierea sexelor și anume o redeterminare (reversie) fenotipică și funcțională a sexelor. J. M. Essenberg (1926) a reușit să transforme femele în masculi funcționali, în urma unui tratament cu testosteron.

La amfibieni, T. Kowamura și R. Yokata (1959) au transformat femele de *Rana japonica* în masculi funcționali prin tratamente cu testosteron propionat. C. Y. Chang și E. Witschi (1955) au transformat masculi de *Xenopus laevis* în femele funcționale prin tratamente cu estradiol și estradiol benzoat. Folosirea de testosteron în timpul dezvoltării mormolocilor de *Rana catesbiana* provoacă masculinizarea tuturor femelelor atît *in vivo*, cît și *in vitro*. Folosirea progesteronului la mormolocii de *Rana temporaria* a indus feminizarea totală a masculilor.

La reptile, folosirea hormonului androgen produce intersexuați, indiferent de tendința genică a embrionului tratat.

La păsări, efectul hormonilor androgeni este mai slab decît al hormonilor estrogeni. Hormonii androgeni provoacă adesea efecte dezordonate și mortale. În unele cazuri produce o masculinizare a gonadelor. Testosteronul în doze mari produce, de asemenea, moartea, sau în alte cazuri poate transforma embrionii femeli de găină în intersexuați.

La mamifere este imposibilă o transformare totală a gonadei prin hormoni sexuali masculi de tip adult (androgeni). Efectul androgenilor asupra embrionilor masculi constă într-o dezvoltare precoce a structurilor sexuale masculine, iar asupra embrionilor femeli provoacă efecte importante, cum este intersexualitatea descendenților femeli. Acțiunea androgenilor asupra embrionului femel depinde de stadiul de dezvoltare al embrionului, de doza administrată, de sensibilitatea receptorilor și de natura hormonului androgen administrat. După determinarea sexuală a individului, androgenii nu mai pot influența dezvoltarea ulterioară a sexului.

Acțiunea hormonului sexual femel este de asemenea interesantă. La pești, de pildă, la *Lebistes reticulatus*, estradiolul are o acțiune de feminizare a masculilor, inhibînd spermatogeneza și apariția de ovo-testis (partea anterioară a gonadei este ovar, iar partea posterioară este testicul), adică formarea de indivizi intersexuați. La *Salmo irideus*, estrogenii în doze mari duc la o involuție a gonadelor

sau la oprirea dezvoltării lor la ambele sexe, cu precădere la masculi, iar în doze mici provoacă o feminizare parțială a masculilor.

La amfibieni, de pildă la urodele, hormonii estrogeni provoacă o feminizare totală și constantă a mormolocilor masculi. Și în cazul hormonilor sexuali femeli, efectul lor este diferit, în funcție de gradul de diferențiere sexuală la care se găsește gonada în momentul în care începe influența hormonului, de tipul hormonului, de doza administrată, de natura animalului și de alți factori influenți. În unele cazuri apar și efecte paradoxale.

La păsări este posibilă o inversare completă a sexului, prin folosirea hormonilor estrogeni. Efectul estrogenilor este determinat și de doza administrată. Dozele mici pot provoca grade diferite de intersexualitate în timp ce dozele mari pot provoca o inversiune completă a sexului inițial. Tratarea embrionului mascul de pasăre înainte de ziua a 8-a de incubatie (înainte de diferențierea sexuală) poate avea influență asupra sexului. După a 8-a zi de incubatie, nimic nu mai poate influența sexul gonadei (K. Ponse, 1949).

Tratarea cu estrogeni a unor embrioni femeli de mamifere (pisică, iepure, șobolan) în doze mari a dus la o feminizare precocă, pe când tratarea unor embrioni masculi a produs feminizarea lor sau fenomenul de intersexualitate (ovo-testis).

Efectele tratamentelor cu diferiți hormoni ai sexului sînt foarte variabile. De aceea nu se poate formula o recomandare sau o „rețetă” valabilă pentru toate speciile, pentru ambele sexe, pentru că efectele lor sînt condiționate de o serie de factori pe care îi rezumăm încă o dată: specificitatea taxonomică a individului tratat, tipul de hormon folosit, doza administrată, stadiul de dezvoltare a embrionului, natura solventului și sensibilitatea receptorilor (V. Preda, 1968).

5.2.5. FREEMARTINISMUL

Deoarece acest fenomen prezintă importanță teoretică și practică, privind rolul hormonilor în sexualizare, pe lângă cele cîteva referiri sumare făcute anterior, prezentăm în continuare detalii.

Freemartinismul este o malformație congenitală care se caracterizează prin prezența la același animal a organelor genitale femele și masculine incomplet dezvoltate. Fenomenul apare în cazuri de gestații gemelare de sexe diferite la taurine și uneori la ovine, suine și om. Determinarea acestui fenomen este de natură hormonală. La nivelul celor doi embrioni de sexe opuse, în fazele timpurii ale

ontogenezei, are loc fuzionarea a două corioane. Prin intermediul anastomozei vasculare, care se produce la nivelul corionului comun, sângele circulă între cei doi gemeni, așa că fiecare embrion primește substanțe elaborate de către gonadele sexului opus.

Partenerul de sex masculin influențează partenerul de sex feminin. După cum s-a mai menționat, aceasta se explică prin faptul că la masculi, gonadele se diferențiază mai devreme decât gonadele sexului feminin, ceea ce face ca hormonul androgen să acționeze asupra embrionului femel și să determine o inversiune sexuală (embrionul femel începe să evolueze în sensul gonadei masculine). Partenerul de sex femel nu poate influența progonada masculină pentru că diferențierea elementelor interstițiale endocrine ale ovarului apare mai târziu. Pentru explicarea genezei freemartinismului s-au emis mai multe ipoteze, pornind tot de la ipoteza anastomozei vasculare precoce și a schimburilor circulatorii între gemenii de sex opus. Astfel, *J. J. T. Owen* (1945) a semnalat la gemenii bovini de sex opus grupe sanguine identice, corespunzătoare amestecului de sânge la cei doi parteneri. Acest fenomen a fost considerat ca un eretromozăicism, adică fiecare gemen posedă două populații de globule roșii: una proprie și alta care provine de la partenerul gemen.

Alți cercetători (*R. Bouters* și *M. Vandeplossache*, 1966) atribuie cromozomului sexual mascul rolul principal în determinarea freemartinismului. Se pare că în cazul anastomozei vasculare între cei doi fetoși apare un schimb de cromozomi somatici (autozomi) și de cromozomi sexuali. Deoarece la mamifere, sexul homogametic este mai labil decât cel heterogametic, atunci cromozomii sexuali masculi ar inhiba dezvoltarea gonadelor femele și a canalului Müller.

După *S. Ohna* și colab. (1962), freemartinii ar fi niște himere, adică un amestec de celule de origine femelă și masculă determinat de schimbul între cei doi fetoși prin intermediul anastomozei vasculare instalate intrauterin.

N. Gluhovschi și colab. (1967, 1968) au găsit cromatină sexuală în nucleii celulelor nervoase ale freemartinilor în proporție de 80%, iar pe frotiurile de pe mucoase (vaginală și bucală) în proporție de 70%, aceasta chiar și la freemartinii la care gonadele masculine erau bine dezvoltate, iar organele genitale tubulare femele erau reduse la simple vestigii mülleriene. Din aceste cercetări se desprinde concluzia că freemartinii sînt, din punct de vedere genetic, de sex femel.

N. Gluhovschi și colab. (1971), cercetînd un lot de freemartini din punctul de vedere al prezenței cromozomului Y au constatat

lipsa totală a acestui cromozom, în schimb cromatina sexuală a fost prezentă în proporție de 96—98%.

Fenomenul de freemartinism apare frecvent la taurine unde reprezintă 90—96% din femelele care provin din fătări gemelare cu produși de sex opus. El a mai fost pus în evidență la oi, capre și porci.

Pentru explicarea freemartinismului sînt mai multe teorii, dintre care trei sînt luate adesea în considerare și anume:

Teoria hormonală, care susține că masculinizarea tractului genital al femelelor gemelare cu masculi s-ar datora influenței testosteronului provenit de la fetusul mascul.

Teoria celulară încearcă să justifice starea de freemartinism prin existența himerismului cromozomilor sexului, adică prezenței în organismul femel a celulelor de tip mascul, XY.

Teoria inducerii testiculare, conform căreia virilizarea are loc și sub influența gonadelor modificate ale freemartinilor.

Caracteristicile freemartinilor. Freemartinii sînt femele care prezintă aberații de grade diferite ale aparatului genital și în comportamentul sexual. Prin talia mai mare, forma mai suplă și absența instinctului sexual seamănă la exterior cu un individ castrat precoce. Aparatul genital intern este complet atrofiat, vaginul rudimentar rămîne închis, uterul este vestigial sau chiar lipsește complet. În schimb, se formează elementele tractusului mascul: epididimul este frecvent, canalele Wolff apar cu vezicule seminale la baza lor și chiar o prostată. Mărimea și poziția glandelor genitale sînt destul de variabile, dar niciodată nu au aspectul unor ovare veritabile.

În cazurile considerate mai puțin aberante, gonada de mărimea unui bob de mazăre se găsește în apropierea rinichilor. Organele tubulare femele sînt bine dezvoltate, dar rămîn sterile. Clitorisul are formă și dimensiuni normale. Ca apanaj al sexului mascul se remarcă prezența canalelor Wolff și a veziculelor seminale.

În cazurile unui freemartinism foarte bine evidențiat, gonadele sînt reprezentate prin testicule bine dezvoltate și coborîte în regiunea inghinală. Tubii seminiferi sînt aspermatogeni. Clitorisul este hipertrofiat și se aseamănă cu un organ copulator rudimentar. Organele genitale tubulare femele sînt rudimentare iar la unii freemartini se reduc la simple vestigii mülleriene. La bovine, freemartinii din această categorie, la vîrsta de 12—14 luni, puși în fața unei femele, încearcă să efectueze actul montei.

Gradul de freemartinism se datorește intensității prin care se manifestă factorii sexualizanți responsabili de aceste disgenezii și de momentul cînd au putut să se manifeste.

Deoarece la freemartini se găsesc totdeauna testicule se impune determinarea sexului genic la aceste animale. Pentru aceasta se recurge la metode citologice, cum sînt identificarea cromatinei sexuale din nucleul celular, testul cromozomului Y și studiul cariotipului în metafazele diviziunilor celulare.

Cu toate ipotezele și explicațiile ce s-au formulat asupra freemartinismului, interpretarea mecanismului lui este încă o problemă delicată. Se poate accepta că „substanța” embrionară masculă inhibă dezvoltarea cortexului ovarian de la femele sau că stimulează zona medulară a ovulei, permițînd astfel manifestarea potențialității testiculare. Dar întrebarea care se pune este aceeași: care este acea substanță „miraculoasă”? Natura ei nu este cunoscută încă. Pînă la descoperirea ei, ipoteza hormonală încearcă să se mențină.

5.2.6. CRITICA TEORIEI METABOLICE A DETERMINĂRII SEXELOR

De la început precizăm că sînt suficiente fapte care atestă incontestabil că anumiți factori externi sau interni neobișnuiți de dezvoltare, care acționează în etapa de bipotențialitate sexuală, sînt capabili să dirijeze sexualitatea unui organism în direcția opusă a sexului determinat genic. Se acceptă că în unele cazuri sexul este rezultatul interacțiunilor dintre determinarea sa genică și condițiile de dezvoltare ale individului. Ceea ce este criticabil este faptul că adepții teoriei metabolice nu acceptă determinismul genic al sexelor de către cromozomii sexului. Din contră, susțin că cromozomii sexului nu sînt altceva decît expresia morfologică a unei stări metabolice ereditare și nicidecum cauza determinantă a sexualității (V. Preda, 1968).

Teoria metabolică a sexualității pune pe seama aceluiași determinism natura genică a individului și realizarea sexului, considerînd că ambele sînt determinate numai de tipul de metabolism. Cercetări recente dovedesc că nu este posibil să se confunde metabolismul cu ereditatea. Ereditatea determină, în ultimă instanță, tipul de metabolism. Determinarea fenotipică a sexului nu poate fi prioritară determinării genotipice; nu poate schimba în mod irevocabil natura genică a sexului. Că sînt și unele excepții de la cele menționate este adevărat, dar nu suficiente pentru a infirma determinismul genic al sexelor.

Se cuvine a sublinia din nou că cromozomii sexului constituie, în majoritatea cazurilor, numai unul din multiplele elemente care în ansamblul lor formează complexul fenomenelor ce caracterizează

diferențierea sexuală. Realizarea celorlalte elemente de diferențiere sexuală ale unui organism gonocoric se face prin „prelucrarea” unui organism neutru sub aspect sexual sau potențial bisexual, capabil de a se sexualiza mascul sau femel în raport cu factorii sexualizanți care acționează asupra lui. Factorii sexualizanți efectuează simultan un proces de stimulare și inhibiție. La o sexualizare masculină, factorii masculinizanți inhibă elementele feminine și le stimulează pe cele masculine ale organismului potențial bisexual.

5.3. ALTE TEORII PRIVIND DETERMINAREA SEXELOR

Așa cum s-a precizat, în problema determinării sexelor sînt zeci și cîțiar sute de teorii și ipoteze, unele mai ingenioase ca altele. Din această multitudine de teorii merită să fie menționate cîteva și anume acelea care prezintă oarecare interes teoretic și chiar practic.

5.3.1. DETERMINAREA SEXELOR DE STAREA DIPLOIDA SAU HAPLOIDA A INDIVIDULUI

În afară de tipurile de bază de determinare a sexelor de către cromozomii sexului, la unele specii de himenoptere, care se înmulțesc prin partenogeneză, cum sînt albinele și viespile, ca și la furnici, apare un mecanism special de determinare a sexelor și anume: organismele cu celule somatice cu $2n$ cromozomi (diploide) sînt de sex femel, iar organismele cu numai n cromozomi în celulele somatice (haploide) sînt de sex mascul.

La albine, de pildă, matca depune două feluri de ouă: fecundate și nefecundate. Din ouăle fecundate, care au $2n$ cromozomi (diploide), se dezvoltă indivizi de sex femel — albine lucrătoare și mătci —, iar din ouăle nefecundate, cu n cromozomi (haploide), apar numai masculii, trîntorii. Schema determinării sexelor la albine este prezentată în figura 5.13. Din cele trei categorii de indivizi care formează familia de albine numai matca și trîntorii au glande sexuale dezvoltate normal (ovare și testicule). Albinele lucrătoare au ovarele slab dezvoltate, de aceea nu pot fi fecundate de trîntori. Așadar, la albinele melifere, sexul este determinat de întreaga garnitură de cromozomi: $1n = \text{mascul}$, iar $2n = \text{femelă}$. Albinele femele (lucrătoare și mătci) au 32 de cromozomi în celulele somatice, iar masculii au numai 16 cromozomi, atît în celulele somatice cît și în

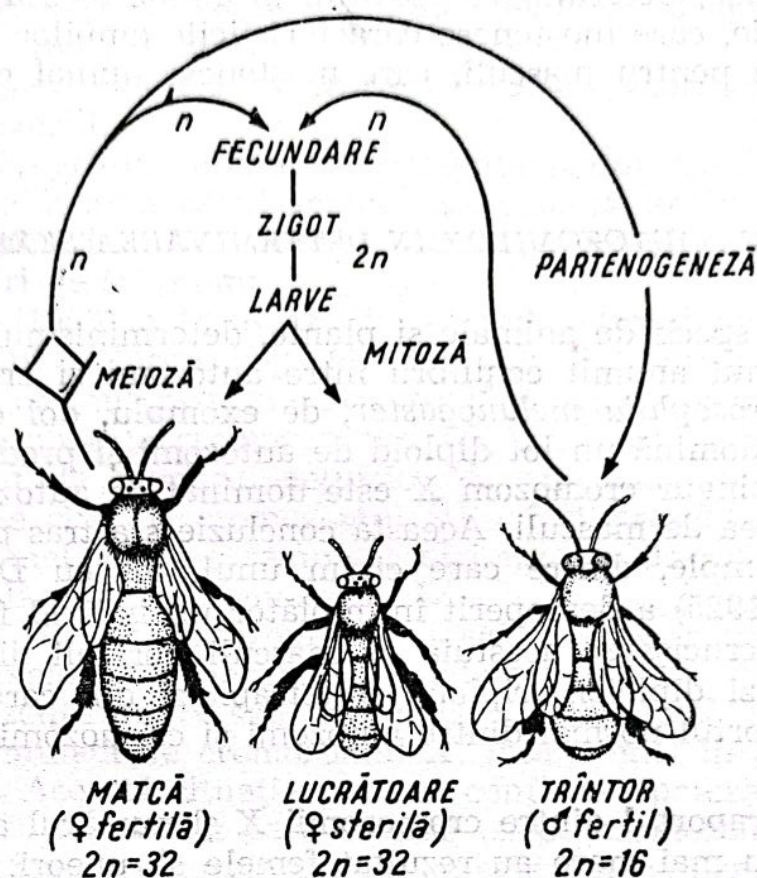


Fig. 5.13. Determinarea sexului la organismele partenogenetice (albine).

gameți, adică sînt haploizi. Reducerea numărului de cromozomi în meioză are loc numai la maturarea ovulelor, pe cînd la formarea spermatozoidilor lipsește complet reducerea numărului de cromozomi, apărînd nucleii de restituție. La prima diviziune meiotică, toți cromozomii trec la un pol, rezultînd două celule-fiice: una, fără cromozomi, care avortează, și alta cu tot setul de cromozomi. La aceasta din urmă apare o a doua diviziune meiotică care se desfășoară normal și în urma ei se formează doi gameți haploizi funcționali. De obicei, după a doua diviziune, citoplasma nu se împarte egal și de aceea cele două celule-fiice sînt inegale. La trîntori, numai celula mai mare se transformă într-un spermatozoid viabil, cealaltă avortează. În acest caz de determinare a sexului, fiecare mascul primește tot setul haploid de cromozomi și toată informația genică numai de la mamă. Nu se cunosc încă masculi diploizi la speciile la care masculii sînt haploizi în mod normal.

În concluzie, determinarea sexului la albine este *diplogenotipică* pentru femele, care moștenesc caracteristicile ambilor părinți și *haplogenotipică* pentru masculi, care moștenesc numai caracteristicile mamei.

5.3.2. ROLUL AUTOZOMILOR ÎN DETERMINAREA SEXELOR

La unele specii de animale și plante, determinismul sexelor este rezultatul unui anumit echilibru între autozomi și cromozomii sexului. La *Drosophila melanogaster*, de exemplu, doi cromozomi ai sexului XX domină un lot diploid de autozomi și produc femele, în timp ce un singur cromozom X este dominat de autozomi și determină formarea de masculi. Această concluzie s-a tras pe baza a numeroase exemple, dintre care cităm unul, tot cu *Drosophila*. C. B. Bridges (1925) a descoperit întâmplător un individ femel triploid (3X). Din încrucișarea acestuia cu masculi normali diploizi au rezultat indivizi diploizi, triploizi și tetraploizi din care la unii s-a deranjat raportul normal dintre autozomi și cromozomii sexului (tabelul 5.1.).

— Când raportul dintre cromozomii X și numărul autozomilor a fost de 1 sau mai mare au rezultat femele și, uneori, superfemele, cu ovare anormal dezvoltate și cu unele caractere ale sexului deranjate;

Tabelul 5.1.

Rolul autozomilor în determinarea sexelor la *Drosophila melanogaster*, când s-au încrucișat forme triploide ♀ × diploide ♂

X	A	X/A	Tipul sexual
3X	2A	1,50	superfemele
4X	3A	1,35	superfemele
4X	4A	1,00	femele tetraploide
3X	3A	1,00	femele triploide
2X	2A	1,00	femele diploide
3X	4A	0,75	intersexe
2X	3A	0,67	intersexe
1X	2A	0,50	masculi diploizi
2X	4A	0,50	masculi tetraploizi
1X	3A	0,33	supermasculi
Balanța genică			

— Când raportul a fost de 0,5, sau mai mic, au apărut masculi și, uneori, hipermasculi sterili;

— Când raportul s-a găsit între 1—0,5, au apărut intersexați, de asemenea, sterili.

Se remarcă, printre altele, că prezența a doi cromozomi X nu determină întotdeauna sexul femel, așa cum ne-am aștepta în cazurile genotipului $3A+XX$, aceasta din cauza prezenței suplimentare a unei garnituri de autozomi.

H. Kihara (1953) a făcut studii privind determinarea și expresivitatea sexului la forme haploide, diploide și tetraploide de *Bombyx mori* și a obținut rezultate foarte diferite de cele menționate la *Drosophila*. În absența cromozomului W, toți indivizii au fost masculi, indiferent de numărul seturilor de autozomi sau de cromozomi Z. Ori de câte ori cromozomul W a fost prezent, indivizii au fost de sex femel. Nu s-a semnalat nici un caz de intersex și nici un caracter înălțuit cu cromozomul W.

Se pare că, la om, autozomii nu joacă un rol important în determinarea sexelor. Cromozomul Y determină sexul mascul, indiferent de prezența unuia sau mai multor cromozomi X. Feminitatea este determinată de cromozomul X, însă numai în absența cromozomului Y. Această situație pare să confirme ipoteza recent elaborată de J. L. Hamerton care susține că pe cromozomul X de la om se găsesc gene structurale pentru ambele sexe și gene operatoare numai pentru formarea și dezvoltarea ovarului. Pe cromozomul X heterocromatic de la femele ar funcționa numai gene reglatoare, care prin intermediul genelor operatoare de pe cromozomul X eucromatic determină funcționarea genelor structurale, ce duc la dezvoltarea sexului femel. De aceea indivizii cu XO sînt femele sterile, deoarece cromozomul X eucromatic este suficient numai pentru transformarea gonadei în ovar. Absența cromozomului X heterocromatic anihilează evoluția normală a ovarului. Același autor susține că pe cromozomul Y se găsesc genele reglatoare ale masculinității, care declanșează activitatea genei structurale de pe cromozomul X eucromatic (P. Raicu, 1974).

La *Melandrium album*, o specie dioică cu plante femele care au 22 de autozomi + XX și plante masculine cu 22 de autozomi + XY, s-a constatat că sexul este determinat de raportul dintre cromozomii sexului XY. În cazul acesta, genele pentru feminizare se găsesc pe cromozomul X, iar cele pentru masculinizare sînt plasate pe cromozomul Y și nu pe autozomi, ca la *Drosophila*. De aceea, pentru formarea sexului mascul este absolut necesară prezența cromozomului Y a cărui valoare în determinismul sexului este aproximativ egală cu 4 cromozomi X. Prezența chiar a trei cromozomi X și nu-

mai a unuia Y nu poate schimba sexul mascul al plantelor. Când raportul X/Y este egal cu 4, apar plante hermafrodite (tabelul 5.2.).

Tabelul 5.2.

Raportul X/A la *Drosophila melanogaster*, raportul X/Y la *Melandrium album* și rolul lor în determinismul sexelor (după W a r m k e, 1946)

<i>Drosophila melanogaster</i> A = un set de 3 autozomi			<i>Melandrium album</i> A = un set de 11 autozomi		
Constituția cromozomală	Sexul	Raportul X/A	Constituția cromozomală	Sexul	Raportul X/Y
2 AXXX	superfemelă	1,5	2 AXX	femelă	0
2 AXX 2 AXXY 3 AXXX 4 AXXXX	femele	1,0	2 AXY	mascul	0,50
4 AXXX	intersex	0,75	2 AXY 3 AXY 4 AXY 4 AXXXY	mascul	1,0
3 AXX 3 AXXY	intersex	0,67	4 AXXXXY	mascul	1,5
2 AX 2 AXY 2 AXY 4 AXX	masculi	0,50	2 AXXY 3 AXXY 4 AXXY 4 AXXXXXY	masculi (o- cazional flori ♀)	2,0
3 AX	supermas- culi	0,33	3 AXXXXY 4 AXXXXY	masculi (o- cazional flori ♀)	3,0
			4 AXXXXY	plante ♀ (cazional flori ♀)	4,0

Multe forme spontane triploide, tetraploide și aneuploide au fost descrise la *Rumex acetosa*. Un grup de cercetători japonezi (Y. Yamamoto, T. Ono), care a studiat modul de exteriorizare a sexului la astfel de forme aberante, a constatat că determinarea sexului la aceste specii urmează schema *Drosophilei*, și anume, sexul este determinat de raportul dintre cromozomii X și autozomi, cromozomul Y ne jucând nici un rol în determinarea sexului.

Rezumând modul de determinare a sexului la plante diploide și

poliploide se pot remarca două aspecte mai importante: există un tip de determinism sexual cu un „cromozom Y activ“, care joacă un rol decisiv în determinarea sexului la *Melandrium*, *Vitis*, *Thalictrum*, *Asparagus*, *Carica* etc. și un al doilea tip, la care raportul dintre cromozomii X și autozomi este decisiv, cromozomul Y fiind inactiv, așa cum s-a dovedit la *Rumex acetosa*, *Humulus japonicus* și cum probabil este la *Cannabis sativa*.

Uneori, determinarea sexului poate fi influențată și de starea aneuploidă a unor plante dioice. T. Ono (1935) a constatat acest fenomen la *Rumex acetosa*, și anume, unele plante cu $3X$, $3A + 1$ au fost de sex femel iar altele intersexe.

5.3.3. DETERMINISMUL CITOPLASMATIC ȘI NUCLEOCITOPLASMATIC AL SEXELOR

Complexitatea fenomenelor privind determinarea sexelor i-a făcut pe unii cercetători să afirme, pe baza unor observații competente și experiențe riguroase, că și alte procese necromozomale intervin în determinarea sexelor. Cu alte cuvinte, localizarea factorilor sexuali este atât în cromozomii sexului, în autozomi, cât și în citoplasmă. Aceasta l-a făcut pe R. Goldschmidt (1934) să emită teoria nucleocitoplasmatică privitoare la determinarea sexelor. Ipoteza lui se bazează pe rezultatele experiențelor efectuate cu fluturile *Lymantria*, cu sexualizare tip *Abraxas*: masculii sînt homogametic (ZZ) și femelele heterogametice (ZW). Din încrucișarea între *Lymantria dispar* (rasă europeană) cu masculi de *Lymantria japonica* (rasă japoneză) în F_1 au apărut numai femele, la început normale, pentru ca apoi în stadiul de crisalidă să sufere o masculinizare progresivă, care a afectat atât caracterele externe cât și înseși glandele sexuale. A apărut fenomenul de intersexualitate în grade diferite, de la organisme normale pînă la o schimbare totală a sexului.

Pentru a explica acest tip de intersexualitate, R. Goldschmidt a presupus că fiecare individ, mascul sau femel, poartă factorii sexualizării ambelor sexe și anume: factorul F pentru sexul femel și factorul M pentru sexul mascul. În timpul dezvoltării organismului, sexul va fi determinat de factorul de sexualizare care va domina în momentul diferențierii (formării) lui. Deci, factorii F și M au potențialități diferite. Pornind de la aceste premise, rezultatele încrucișării amintite au fost explicate astfel: sexul mascul homogametic are cîte un factor M pe fiecare cromozom $\begin{smallmatrix} ZZ \\ || \\ MM \end{smallmatrix}$, feme-

lele au formula $\frac{ZW}{MF}$, iar sexul insectei este determinat de interacțiunea factorilor masculinizanți din cromozomul Z cu cei feminizanți din cromozomul W și ai citoplasmei, și că acești factori variază ca „tărie”. Se presupune că factorul F ar avea influență și asupra citoplasmei, purtătoare a factorului M . Conform acestei ipoteze, formula genică a femelelor este FM , iar a masculilor FMM . Pentru a explica modul de realizare a celor două sexe se admite că factorul F domină asupra factorului M și este dominat de factorii MM .

Apariția intersexelor este motivată de *R. Goldschmidt* plecând de la presupunerea că factorii genici nu au aceeași potențialitate în rasa japoneză ca în rasa europeană și anume: la rasa europeană, factorul F are valența 80 și factorul M are valența 60, în timp ce la rasa japoneză factorul $F' = 100$ și factorul $M' = 80$. Așadar, masculii și femelele ambelor sexe vor avea următoarele valori potențiale:

Sexul	Rasa	Simbolul	Valențele	Raportul de intensitate între F și M
Femelă	Europeană	FM	80—60	+20 F
Femelă	Japoneză	$F'M'$	100—80	+20 F
Mascul	Europeană	FMM	80—(60 + 60)	+40 M
Mascul	Japoneză	$F'M'M'$	100—(80 + 80)	+60 M

În primele două cazuri, raportul este în favoarea factorului F și indivizii sînt de sex femel, iar în ultimele două, în favoarea factorului M și indivizii sînt de sex mascul.

Încrucișarea între o femelă din rasa europeană (FM) cu un mascul din rasa japoneză ($F'M'M'$), descrisă mai înainte, se prezintă astfel: $FM \times F'M'M' = F_1$, FM' și FMM' , de unde rezultă că femelele FM' devin intersexe datorită următoarelor valențe:

$$FM' = 80 - 80 = 0 = \text{femele intersex};$$

$$FMM' = 80 - (60 + 60) = +60 M = \text{masculi normali}.$$

La încrucișarea inversă au apărut masculii intersex.

Tot *R. Goldschmidt* a mai evidențiat faptul că între factorii sexualizării, numiți „slabi” și „puternici”, pot fi găsite toate tipurile intermediare la rase diferite de *Lymantria* cu diferite areale de răspindire. De pildă, rasa japoneză, cea mai „slabă” rasă se găsește în nordul insulei Hokkaido, iar cea mai „puternică” în nordul insulei Honshu. Ceea ce este interesant este că din încrucișările acestor rase nu rezultă indivizi intersexuați, ci apare o rever-

sie a sexelor, adică unii indivizi cu formula ZW se dezvoltă ca indivizi masculi, iar alți indivizi cu formula ZZ se dezvoltă ca femele. Cele menționate țin să sublinieze faptul că la această insectă, sexul fenotipic poate fi opus sexului determinat de cromozomii sexului. Aceasta a dus la concluzia că în unele cazuri sexul este determinat de interacțiunea dintre factorii genici din nucleu cu cei ce se găsesc în citoplasmă.

Același fenomen s-a pus în evidență și la unele specii de plante unde sexul este rezultatul interacțiunii dintre genele nucleare și citoplasmă. În cadrul plantelor dioice există așa numitele specii *ginodioice*, care cuprind plante femele și plante hermafrodite în proporții aproximativ egale. La acest tip de plante s-a constatat un mecanism de încrucișare străină care depinde de o interacțiune genică-citoplasmatică, fenomen studiat pentru prima dată de C. Correns (1928) la speciile *Cirsium oleraceum*, *Saturea hortensis* ș.a. Plantele femele de la aceste specii, care au fost polenizate de cele hermafrodite, au produs urmași numai de sex femel, iar plantele hermafrodite, care au fost autopolenizate sau polenizate între ele, au dat naștere la urmași hermafrodiți. Rezultatele obținute s-au explicat prin prezența fenomenului de androsterilitate, adică citoplasma plantelor femele reprimă dezvoltarea anterelor. O astfel de ipoteză a fost formulată pentru prima dată de V. F. Wettstein și este, în general, acceptată.

D. Lewis și K. Crowe (1956), experimentând pe *Origanum vulgare* (*Labiatae*), tot o specie ginodioică, presupusă ca sterilă, explică fenomenul amintit prin interacțiunea a două gene: o genă *F*, care determină avortarea anterelor și o genă *H*, care suprimă expresivitatea genei *F*. Plantele hermafrodite au ambele gene dominante sau numai gena *H* singură, adică pot avea genotipul *FfHh*, *FFHH* sau *ffHh*, iar plantele femele au numai *Ffhh* sau *FFhh*. Plantele cu genotipul dublu recesiv, *ffhh*, nu sînt viabile. Echilibrul dintre cele două tipuri de sexe se menține, în populațiile naturale, printr-o mai bună utilizare (fitness) a femelelor asupra hermafroditelor și letalilor cu genotipul *ffhh*. Descoperirea acestui fapt a dus la concluzia că nu în toate cazurile ginodiocismul este rezultatul unei interacțiuni gene-citoplasmă (după M. Westergaard, 1958).

Fenomenul de androsterilitate a fost descoperit apoi la peste 20 de genuri de plante, dintre care la porumb s-a studiat mai mult din considerente de ordin practic. La porumb, ca și la alte specii, s-a pus în evidență androsterilitatea determinată de factori ereditari, localizați în citoplasmă și în nucleu, adică *androsterilitatea nucleocitoplasmatică*.

5.3.4. ROLUL MUTAȚIILOR ÎN DETERMINAREA SEXELOR

Din cele prezentate rezultă că sexul unui organism este determinat în principal de cromozomii sexului, cât și de relațiile genice dintre aceștia și autozomi. După unele cercetări, sexul, la fel ca și celelalte caracteristici, este determinat de mai multe gene care sînt localizate atît în cromozomii sexului cât și în autozomi. Pentru exemplificare se prezintă observațiile lui *S. Emerson* și *D. F. Jones* (1934) privind transformarea porumbului din plantă unisexuată monoică în plantă dioică. La porumb, au apărut mutații spontane în diferiți cromozomi, cu următoarele efecte: *sk* (silkless), care suprimă dezvoltarea pistilelor emise de carpelele știuletelui; *ba* (barren stalk) împiedică dezvoltarea paniculului; *ts₂* (tassel seed) produce feminizarea inflorescenței masculine (aparitia de boabe în panicul); *Ts₃* cu aceleași efecte ca și *ts₂*, este o mutație dominantă. Mutația homozigotă *sksk*, care în mod normal provoacă nedeveloparea stigmatelor, în prezența mutației *ts₂ts₂* (boabe în panicul) a dat genotipul *sksk ts₂ts₂*, care produce boabe atît pe știulete cît și în panicul.

Pe baza acestor mutații, *D. F. Jones* și *S. Emerson* au stabilit următoarele genotipuri ale liniilor dioice de porumb obținute: *sksk ts₂ts₂* — plantă femelă fertilă cu boabe pe știulete și în panicul; *sksk Ts₂ts₂* — plantă masculă cu știulete steril și cu panicul normal, *sksk Ts₃ts₃* — știulete steril, panicul feminizat fertil; *sksk ts₃ts₃* — știulete steril, panicul normal.

Locusurile *sk* și *ts₂* sînt situate în doi cromozomi neomologi și amintesc genele autozomale care controlează sexul la unele specii dioice. Recombinarea lor, ca și efectele lor, se aseamănă cu mecanismul cromozomilor XY de la *Melandrium* sau *Rumex acetosella*. Locusurile *sk* și *ts* au devenit înălțuite prin translocatie, iar segmentul *sk* — *Ts₂* nu s-a recombinat cu segmentul omolog *sk* — *ts₂*, evitînd astfel reasocierea lui *Ts₂* cu cromozomul „X” și *ts₂* cu cromozomul „Y”.

Din încrucișarea dintre *sksk ts₂ts₂* ♀ × *sksk Ts₂ts₂* ♂ au rezultat plante în raport de 1 ♀ : 1 ♂. Combinația *sksk Ts₂ts₂* dă plante care au semințe în panicul și știuleți normali. În această încrucișare sexul mascul a fost heterogametic.

Ambele tipuri de determinare a sexului au fost stabilite experimental de *S. Emerson* (1932) la porumb prin combinarea unor anumiți markeri genici. În cazul în care sexul mascul a fost heterogametic s-au folosit două caractere recesive *ba*, care nu formează știulete și *ts₂*, care nu produce semințe în panicul. Încrucișarea

dintre baba ts_2ts_2 ♀ × baba Ts_2ts_2 ♂ a segregat în raport de 1 ♀ : 1 ♂.

În cazul în care sexul femel a fost heterogametic s-a folosit caracterul dominant „boabe în panicul” Ts_3 și caracterul recesiv „nedezvoltarea știuletelui” ba . Încrucișarea între baba Ts_3ts_3 (boabe în panicul) × baba ts_3ts_3 (panicul normal) a segregat, de asemenea, în raport de 1 ♀ : 1 ♂.

În concluzie, se poate afirma că unele din modificările sexuale sînt rezultatul unor mutații. Ceea ce mai trebuie subliniat este faptul că sexul, care în condiții normale poate fi modificat numai prin schimbarea blocurilor de gene care se găsesc fie în cromozomii sexului, fie în autozomi, în anumite condiții, modificarea unei singure gene poate să provoace transformarea totală sau parțială a sexului genotipic. De exemplu, la *Drosophila melanogaster* și *D. virilis* s-au identificat gene mutante autozomale care au transformat femele diploide în masculi sterili sau în intersexe.

5.3.5. DETERMINAREA SEXULUI DE GENE SEXUALE

Conform unor ipoteze mai noi, diferențierea sexuală ar fi controlată de gene structurale și reglatoare. Genele structurale s-ar găsi pe cromozomul X, iar genele reglatoare pe cromozomul Y. Pe cromozomul X s-ar găsi atît gene masculinizante cît și gene feminizante. Intrarea în acțiune a genelor respective este condiționată de prezența sau absența cromozomului Y. În prezența cromozomului Y (prin intermediul unor substanțe speciale) se blochează substanțele feminizante și se activează cele masculinizante. Cînd lipsește cromozomul Y, genele masculinizante nu se mai manifestă, iar cele feminizante intră spontan în acțiune. Ipoteza enunțată, ca orice ipoteză, a fost supusă verificărilor și nu s-a confirmat, adică nu a rezistat criticilor aduse.

La unele specii de plante dioice și la unele specii de animale, determinarea sexelor se realizează prin acțiunea uneia sau mai multor perechi de gene ce se găsesc pe cromozomi ai sexului, nediferențiați citologic. C. M. Rick și G. C. Hauna (1943), experimentînd pe plante din genul *Asparagus*, au descoperit că sexele la plantele respective sînt controlate de o singură pereche de gene (Pp), din care gena pentru masculinizare este dominantă. Așa se explică de ce în F_2 a apărut o segregare mendeliană de 3:1.

La porumb, așa cum s-a arătat mai înainte, în urma unor mutații apar gene care sînt capabile să transforme această plantă uni-

sexuată monoică în plantă dioică. Tot la porumb, W. R. Singleton și D. F. Jones (1930) au identificat o mutantă a cărui panicul nu produce polen din cauza genei ms_1 care se găsește în cromozomul 6. S-au identificat și gene (sk) care determină sterilitatea florilor femele (știuleților) de la porumb. Indivizii homozigoți ($sksk$) au știuleți fără stigmat (mătase).

La vertebratele inferioare, la care cromozomii sexului nu sînt diferențiați morfologic, adică nu pot fi identificați citologic (la pești și amfibieni), se pare că genele care determină sexele nu manifestă un sex-linkage absolut; ele pot fi transferate, prin crossingover, de pe cromozomul X pe cromozomul Y și viceversa.

Dintre exemplele citate frecvent în literatura de specialitate, referitor la rolul genelor în determinarea sexelor la amfibieni, genul *Bufo* pare că prezintă aspecte interesante. Masculii din genul amintit au alăturat fiecărui testicul și organul lui Bidder, cu ovare degenerare. Dacă masculii se castrează (se îndepărtează testiculele), păstrîndu-se organul lui Bidder, animalele devin femele nefuncționale. Explicînd aceste rezultate, din punct de vedere genic, înseamnă că masculii sînt heterogametici, fiind purtători ai alelelor X^mX^f . Cele două alele nu prezintă o echivalență între factorul masculinizant m și factorul feminizant f . S-a constatat că factorul m prevalează asupra factorului f , ceea ce face ca organele lui Bidder să rămîie funcționale. Cînd factorii m și f sînt echivalenți, apar indivizi hermafrodiți. În acest caz, formula genică a sexului mascul este $X^{(m)f}X^{(m)f}$, iar a sexului femel este $X^{(m)f}X^{(m)f}$. De aici rezultă că locusul complex al sexului de la femelă conține atît factori feminizanți f , cît și segmente masculinizante (m), dar mai puțin active (P. Raicu, 1974).

Se mai pot aduce și alte argumente în susținerea ipotezei privind determinismul genic al sexelor. Considerăm că, în limita spațiului consacrat, datele prezentate sînt suficient de edificatoare, fără însă a fi nevulnerabile unor critici severe ce i se aduc acestei teorii.

CAPITOLUL VI

DIFERENȚIEREA SEXELOR

6.1. CARACTERISTICILE PRIMARE ȘI SECUNDARE ALE SEXELOR

Diferențierea sexelor în dezvoltarea ontogenetică a organismelor este cea de a doua etapă a sexualizării care realizează deosebiri între indivizii de sexe diferite. Această diferențiere sexuală afectează întreaga organizare anatomică, fiziologică și biochimică a unui individ, iar la om și cea psihică. Ea atrage după sine modificări în organele de reproducere, în morfologia individului, modificări în comportament, în metabolism, în activitatea hormonală ș.a.

Caracteristicile ce deosebesc sexele între ele se împart în *primare* și *secundare*.

Caracteristicile sexuale primare constau în unele particularități morfologice și fiziologice ale organismelor care asigură formarea unui anumit tip de celule sexuale și deosebiri în structura organelor interne și externe de reproducere necesare pentru unirea gameților în procesul fecundării (glandele sexuale, căile prin care se elimină produsele lor, aparatele de copulație și glandele anexe ale acestora).

Caracteristicile sexuale secundare sînt particularități ale organismelor cu un oarecare rol în reproducerea sexuată, fără însă a lua parte la procesele de gametogeneză, la montă sau fecundare (apariția și dezvoltarea mamelor, un penaj anumit, o colorație specifică, unele diferențe în mărimea corpului ș.a.). Pe baza caracteristicilor sexuale secundare, se pot stabili, de multe ori, deosebiri morfologice foarte evidente între cele două sexe, fenomen numit *dimorfism sexual*. La animalele fără caracteristici sexuale secundare, deosebirea între sexe este dificilă numai printr-un simplu examen exterior.

Clasificarea caracteristicilor sexuale în primare și secundare este destul de relativă pentru că, de exemplu, caracteristicile secundare determinate de activitatea hormonală sînt legate direct de funcționarea normală a organelor sexuale primare.

6.2. DIFERENȚIEREA SEXUALĂ A GONADELOR

6.2.1. TEORIA CROMOZOMALĂ PRIVIND DIFERENȚIEREA SEXUALĂ A GONADELOR

Din cele prezentate în capitolul anterior, privitor la determinarea sexelor, s-ar părea, la prima vedere, că diferențierea sexelor nu mai constituie o problemă, sexele diferențiindu-se conform determinismului genic inițial. Într-adevăr, în cele mai multe cazuri, sexul genotipic hotărăște diferențierea unui sex sau altul. În alte cazuri, diferențierea sexelor este rezultatul acțiunii mai multor factori genici și negenici.

Embrionul, în primele faze de dezvoltare, este nediferențiat sexual, însă are tendința înăscută de orientare spre un anumit sex. De aceea, în primele stadii de dezvoltare ale aparatului genital, primordiul gametic posedă ambele potențe sexuale. Unisexualitatea gonadei este un fenomen ce apare mai târziu, ca rezultat al valorificării uneia din cele două tendințe de sexualizare fundamentale, inhibînd în același timp tendința de sexualizare opusă.

Adepții determinării genice a sexului susțin că gonada inițială nediferențiată sexual este capabilă de a evolua în direcția sexului femel sau mascul după cum înclină balanța genică. Dacă genele sexuale favorizează o proliferare a cortexului înseamnă că genele respective sînt „femele”, iar cînd favorizează proliferarea activă a țesutului medular sînt gene „masculine”. Predominarea sistemului cortical sau a sistemului medular ar ține de prevalarea genelor feminizante sau masculinizante unele față de celelalte. Dezvoltarea țesutului cortical, duce la formarea celei mai mari părți a ovarului, iar dezvoltarea țesutului medular duce la formarea celei mai mari părți a testiculului.

După *E. Witschi* (1959), proliferarea țesutului cortical ar fi urmată de elaborarea unei substanțe numită *corticină*, iar proliferarea țesutului medular duce la elaborarea altei substanțe denumită *medularină*. Corticina ar inhiba medula, iar medularina inhibă cortexul. Din cele prezentate rezultă că diferențierea glandelor sexuale are loc sub influența unor substanțe secretate chiar de ele.

Tot E. Witschi (1959) presupune că din punct de vedere genic ar fi un *sex epistatic*, care se manifestă, și un *sex hipostatic*, care nu se manifestă pentru că este inhibat de secrețiile sexului epistatic. Când sistemul inductor al sexului epistatic este deranjat sau distrus atunci apare sexul hipostatic, ceea ce duce la schimbarea sexului la individul respectiv. La animalele hermafrodite se manifestă atât sexul epistatic cât și sexul hipostatic.

Se cunosc mai multe experiențe în susținerea ipotezei menționate. De pildă, dacă se distruge ovarul stîng (epistatic) la embrionul femel de găină se activează medula dreaptă (hipostatică) și duce la formarea unui testicul. Distrugerea testiculului la broasca riioasă masculă (sex epistatic) duce la dezvoltarea organului lui Bidder, de natură corticală (sex hipostatic), care începe să maturizeze ovulul.

Din prezentarea succintă a unor teorii privind diferențierea sexelor rezultă că la realizarea unui sex participă, alături de factorii genici, și o serie de alți factori interni și externi ai organismului.

Adepții teoriei cromozomale, privind diferențierea sexelor, admit că în diferențierea corticalei și a medularei genice au rol factori interni ai embrionului (hormoni, mediul tisular ș.a.), care sînt determinați numai de complexul general cromozomal al individului.

6.2.2. FACTORII INTRAGONADICI CARE INFLUENȚEAZĂ DIFERENȚIEREA SEXUALĂ A GONADELOR

Cercetări recente au demonstrat că cele două părți esențiale ale gonadei — cortexul și medula — sînt inițial bipotențiali sexual. Diferențierea lor spre feminitate și înspre masculinitate apare mai târziu și anume atunci cînd cele două teritorii ale gonadei încep să secrete substanțele specifice: corticina și medularina, practic sub influența acestor inductori secretați de gonada însăși, adică după o diferențiere morfologică a sexelor (U. D'Ancona). Inductorii respectivi au astfel o dublă funcție: de a stimula diferențierea unuia din sexe și de a frîna diferențierea sexului opus. Deci, corticina are rolul de a declanșa ovogeneza și de a inhiba concomitent activitatea medulei, iar medularina are rolul de a declanșa spermatogeneza și de a inhiba simultan cortexul. În primul caz, ca și în al doilea, nu apare o inhibare totală a sexului opus. Elementele sexului opus își păstrează adesea particularitățile sexualizante; dovada o constituie fenomenul de inversare a sexului după diferențierea inițială a acestuia.

Pe baza observațiilor făcute asupra cazului de freemartinism și a experiențelor de parabioză experimentală, s-a demonstrat că inductorii sexuali masculi sînt mai puternici decît cei femeli. La păsări, la care determinarea sexelor este de tip Abraxas, inductorii sexului femel sînt în schimb mai puternici decît cei masculi.

Una din problemele mult discutate este aceea dacă substanțele inductoare ale gonadei tinere sînt identice cu hormonii sexuali (steroizii androgeni și estrogeni) secretați de glandele sexuale adulte. E. Witschi susține că inductorii sexuali inițiali nu ar fi identici cu cu steroizii. E. Vannini este de părere că ar exista o *medularină stimulatorie*, care poate fi identică cu o substanță care acționează ca și testosteronul, și o *corticină stimulatorie* care poate fi identică cu o substanță care acționează ca și estradiolul. După cercetătorul amintit (citată după V. Preda, 1968), mecanismul primar al diferențierii sexelor s-ar reduce la producerea, în etape foarte timpurii, a unor substanțe de tipul hormonilor sexuali prin aceleași celule somatice ale primordiului gonadic, care sînt destinate ulterior pentru elaborarea unor hormoni foarte asemănători. Acestea ar fi substanțele stimulatorie elaborate de gonadă. După cum s-a menționat, gonadele embrionare au și un rol de inhibare. Astfel de inhibare s-ar datora unei *corticine inhibitoare* elaborată de gonocitele cortexului atunci cînd ele se găsesc în stadiul de ovocite primare și *medularinei inhibitoare* elaborată de gonocitele pe cale de transformare în spermatogonii. Tot E. Vannini susține că substanțele stimulatorie ar avea rolul de a declanșa orientarea gonadei, iar substanțele inhibitoare menționate, elaborate mai tîrziu, ar întregi această orientare.

V. Preda (1968), analizînd opiniile celor doi cercetători, conchide: „Cu toate că problema naturii chimice a inductorilor sexuali este încă departe de a fi cunoscută, se pare că inductorii sexuali nu pot fi considerați drept hormoni, ci mai degrabă niște „*ergoni*“.

Referitor la factorii diferențiatori intragenici, respectiv la inductorii sexuali, se ridică încă o altă problemă importantă și anume aceea privind mecanismul care face ca unul din cele două țesuturi ale stromei gonadice să se dezvolte preferențial și să secrete inductorul său specific, orientînd astfel diferențierea sexuală într-un sens anumit.

Pentru a răspunde la această problemă, s-au efectuat experiențe multiple dintre care le amintim pe cele ale cercetătorilor Et. Wolff (1947) și Em. Wolff și M. Pinoș (1961) cu găini. Ei au constatat că epiteliul germinativ al gonadei drepte se atrofiează în a 5-a zi de incubatie, în timp ce cel al gonadei stîngi rămîne voluminos și proliferază în ziua a 10-a de incubatie.

Injectînd în embrion estrogeni de sinteză, s-a constatat prezența formațiunilor corticale la 84% din cazuri. Cînd tratamentul s-a aplicat după a 5-a zi de incubăție, formațiuni corticale au apărut numai la 17% din cazuri. Așadar, epiteliul germinativ al gonadei drepte poate fi stimulat numai pînă în ziua a 5-a de incubăție, cînd e posibil să se diferențieze într-un cortex ovarian.

O altă deducție ce se poate face este că dezvoltarea preferențială a uneia din cele două țesuturi ale stromei gonadice este determinată de potențialitățile metabolice ale țesuturilor care stau la originea stromei, cît și de starea generală a organismului embrionar ajuns în stadiul de dezvoltare respectiv.

Printre factorii diferențiatori intragonadici, se enumeră și hormonii sexuali secretați de gonade, care au un rol important în propria lor diferențiere, ca și diferențierea tractului genital. În ce stadiu de dezvoltare al gonadei se elaborează hormoni este o problemă în discuție. *G. Marin* (1954, 1956) a pus în evidență estrogenii din ovarul embrionului de găină, numai în ziua a 10-a de incubăție. Androgenii testiculari au putut fi dozați prin teste biologice numai în etape de dezvoltare înaintate ale gonadelor. Alți autori susțin că secreția hormonilor sexuali embrionari ar avea loc înainte de diferențierea morfologică a gonadelor și că ar cataliza diferențierea lor. De exemplu la găini, secreția hormonilor sexuali are loc în ziua a 4—5-a de incubăție, adică înainte de diferențierea morfologică, care se realizează numai în ziua a 7-a de incubăție, cînd testiculul începe să se deosebească de ovar.

O altă întrebare care se pune este aceea cu privire la similitudinea dintre hormonii sexuali embrionari și hormonii sexuali adulți. Și aici opiniile sînt diferite. Unii cercetători susțin similitudinea dintre ei, bazîndu-se pe unele experiențe semnificative. De pildă, s-a inversat sexul la embrioni tratați cu hormoni sexuali adulți, inversiune identică calitativ cu cea obținută prin hormoni embrionari. *E. Padoa* a demonstrat că acțiunea inductoare a unuia și aceluiași hormon sexual este și în funcție de concentrația pe care o are; poate induce sexul specific ca și celălalt sex, datorită structurii chimice apropiate a hormonilor sexuali opuși. De exemplu, esteronul sau progesteronul, în funcție de doza administrată, poate induce sexul femel sau sexul mascul, în diferențierea sexuală la *Rana*. *Et. Wolff* (1948) constată că la embrionul de găină, androsteronul 3-cis-17-transdiol, în doze mici, determină sexul mascul, iar în doze mari produce feminizarea embrionului. Capacitatea ambisexuală a unui hormon sexual depinde și de specia la care se folosește. De pildă, testosteronul, care la broască acționează unisexual, la urodele acționează ambisexual, sau pregneninolona, care induce sexul mascul

la *Lebistes*, *Rana temporaria* și *R. pipiens*, la *Discoglossus pictus*, are efect ambisexual.

În concluzie, se poate spune că efectul bisexual al hormonului sexual adult este condiționat atât de doza în care se administrează, cit și de specia luată în cercetare. Aceasta nu înseamnă însă că același hormon nu poate avea o acțiune unisexuală, indiferent de doza folosită.

6.2.3. FACTORII EXTRAGONADICI INTRAEMBRIONARI CARE INFLUENȚEAZĂ DIFERENȚIEREA SEXUALĂ A GONADELOR

Pe lângă factorii intragonadici, un rol important au și factorii extragonadici intraembrionari, printre care amintim următorii hormoni embrionari:

Hormonii hipofizari au fost cei asupra cărora și-au îndreptat atenția mulți cercetători pentru a stabili rolul lor în diferențierea sexului în primele faze ale dezvoltării. Rezultatele obținute până în prezent nu sînt suficient de convingătoare. Experiențele de hipofizectomie efectuate pe embrioni de amfibieni au arătat că această operație nu împiedică diferențierea normală a gonadelor. În alte experiențe, s-au iradiat embrioni de găină cu raze X și s-a constatat că gonadele se dezvoltă normal. Prin decapitarea embrionului femel de găină și de rață s-au observat unele modificări asupra gonadelor, ceea ce pare să demonstreze rolul hipofizei în diferențierea sexuală a gonadelor, dar neconvingător. Astfel de rezultate incerte s-au obținut și prin distrugerea cu raze X a hipofizei embrionului de șoarece, prin decapitarea fetoșilor de șobolan, de porc, de iepure. De aceea s-a formulat concluzia că secrețiile hipofizare nu au rol în prima perioadă de diferențiere a gonadelor. Rezultatele altor cercetări par să incline spre rolul secrețiilor hipofizare asupra gonadei embrionare în a doua jumătate a vieții embrionare, cînd hipofiza secretă hormonul gonadotrop. Apariția activității gonadotrope în hipofiză coincide cu stadiile de creștere bruscă a ritmului de dezvoltare a testiculelor și a veziculelor seminale.

Hormonii corticosuprarenali apar înainte de diferențierea sexuală a gonadelor și au o acțiune feminizantă. Aceasta s-a constatat la pești, amfibieni și păsări, în urma administrării de hormoni corticosuprarenali în cursul dezvoltării primordiului nediferențiat. Dezoxicorticosterona produce la embrionul de găină o acțiune inhibi-

toare asupra gonadei în întregime, însă are efecte feminizante mai ales asupra medularei.

Hormonii epifizari se pare că ar avea o acțiune inhibitoare asupra diferențierii gonadei masculine. De exemplu, în urma administrării de hormoni hipofizari în cursul dezvoltării embrionului la cocoș s-a întârziat dezvoltarea testiculelor.

Hormonii placentari pot să provoace feminizarea la animalele din speciile de vertebrate care se dezvoltă în mod normal în absența acestor hormoni. De exemplu, prin administrarea hormonului gonadotrop corial la mormolocii de *Rana temporaria* s-a obținut o feminizare de 100% din cazuri. Același hormon administrat embrionilor de găină a dus la feminizarea embrionilor respectivi, datorită inhibării dezvoltării testiculelor la masculi. Deci, hormonul gonadotrop corial are un efect feminizant.

În concluzie, referindu-ne la tipurile de hormoni menționate, rezultă că hormonii embrionari au un oarecare rol în diferențierea sexuală a gonadelor. Spunem „un oarecare” pentru că mai sînt încă multe aspecte de clarificat, atît în ceea ce privește acțiunea fiecărui tip de hormon în parte sau acțiunea lor concertantă asupra gonadelor, cît și asupra diferitelor momente din dezvoltarea gonadelor și din stadialitatea dezvoltării embrionare.

6.2.4. ROLUL FACTORILOR MEDIULUI EXTERN ÎN DIFERENȚIEREA GONADELOR

Factorii de mediu extern au, sub o formă sau alta, un rol important în diferențierea gonadelor. Se cunoaște influența temperaturii, a hranei, a ultrasunetelor, a unor substanțe chimice și a altora în modificarea diferențierii sexuale la organismele gonocorice.

Acțiunea factorilor mediului extern se realizează prin intermediul factorilor intraembrionari extragonadici pe care-i controlează și îi dirijează.

6.3. DIFERENȚIEREA TRACTULUI GENITAL ȘI A ORGANELOR GENITALE EXTERNE

Din cele prezentate privitor la factorii care determină diferențierea sexuală a gonadelor, s-ar putea deduce că diferențierea sexuală a tractului genital și a aparatului genital intern și extern depind, în principal, în mod direct de secrețiile gonadelor embrio-

nare și începe de îndată ce gonadele și-au format structurile lor caracteristice. Cercetările efectuate în acest domeniu au arătat că determinismul diferențierii tractului și a organelor genitale nu este atât de simplu, din cauza mecanismelor foarte complexe care stau la baza acestei diferențieri.

Trebuie să se clarifice care este rolul hormonilor sexuali ai gonadei embrionare; dacă hormonul gonadic care diferențiază tractul genital este altul decât hormonul care determină diferențierea organelor genitale externe; de ce, uneori, hormonul sexual precoc stimulează diferențierea tractului genital și a organelor genitale omoloage, inhibând dezvoltarea tractului genital și a organelor genitale heteroloage și multe altele.

Pentru a răspunde la astfel de întrebări s-au întreprins ample cercetări. Multe din ele s-au efectuat pe animale, cărora li s-au îndepărtat gonadele într-un stadiu incipient al dezvoltării, înainte de diferențierea sexuală a tractului și a organelor genitale. Modul de dezvoltare a unor astfel de animale se numește *dezvoltare anormală*.

La *amfibiile urodele (Triton cristatus)* tipul anormal se dezvoltă în *direcție masculină*.

La *păsări*, în condiții anormale, organele genitale se dezvoltă în *direcție masculină*, indiferent de sexul embrionului, iar tractul genital în *direcție feminină*.

La *mamifere*, în aceleași condiții ca la urodele și la păsări, tractul genital și organele genitale se dezvoltă în *direcție feminină*.

Din cele constatate s-a dedus că probabil diferențierea caracterelor sexuale somatice nu este condiționată numai de secreția gonadelor, ci și de alte condiții realizate în embrion înainte de diferențierea gonadelor.

6.3.1. ROLUL HORMONILOR SEXUALI ÎN DIFERENȚIEREA TRACTULUI ȘI A ORGANELOR GENITALE

În experiențele făcute pentru a studia acțiunea hormonilor sexuali în diferențierea tractului și a organelor genitale, s-au utilizat hormoni sexuali maturi. Acțiunea lor este posibilă numai într-o anumită perioadă sensibilă și anume înainte de determinarea sexuală a diferitelor primordii sexuale. Vertebratele inferioare sînt mai ușor influențate de acțiunea hormonilor sexuali maturi decât vertebratele superioare. Hormonii sexuali maturi nu au aceleași efecte ca hormonii embrionari. De exemplu, la mamifere, secreția

testiculară fetală se pare că nu este identică cu testosteronul. Acțiunea inhibitoare asupra canalelor lui Müller, caracteristică hormonului fetal (dovedită prin grefele de testicule embrionare), nu s-a constatat la testosteron.

Hormonii de sinteză nu au același efect cu hormonii embrionari ai păsărilor. În urma experiențelor cu grefe de gonade embrionare și castrări parțiale s-a pus în evidență și mai clar rolul hormonilor embrionari în diferențierea tractului și a organelor genitale.

6.3.2. MECANISMELE DIFERENȚIERII TRACTULUI ȘI A ORGANELOR GENITALE

Aceste mecanisme nu sînt aceleași la toate clasele de vertebrate.

La păsări, în condiții de dezvoltare anormală, indiferent de sexul embrionului, tractul genital se dezvoltă în direcție feminină și organele genitale se dezvoltă în direcție masculină. Cu alte cuvinte, diferențierea tractului genital este activă la embrionii masculi și pasivă la embrionii femeli, pe cînd diferențierea organelor genitale este pasivă la embrionii masculi și activă la embrionii femeli. S-ar părea deci că gonada embrionară masculă secretă un hormon care diferențiază activ formațiunile tractului genital (dezvoltarea canalului lui Wolff și regresia canalului lui Müller), iar gonada embrionară femelă secretă un hormon care ar diferenția activ organele genitale (V. Preda, 1968).

Diferențierea tractului genital la păsări se face prin inhibiție, adică unul din cei doi hormoni are, după sex, un rol inhibitor.

La mamifere, diferențierea tractului și a organelor genitale, în condiții de dezvoltare anormală, este numai feminină. În acest caz, canalele lui Müller persistă de ambele părți la femele. Prin experiențe de castrare și de dezvoltare *in vitro* s-a ajuns la concluzia că hormonul testicular embrionar are un rol preponderent în diferențierea tractului genital la mamifere. Testiculul fetal secretă substanțe care determină dezvoltarea canalelor lui Wolff și masculinizarea organelor genitale și inhibă dezvoltarea canalelor lui Müller. Așadar, hormonul gonadei masculine este cel care asigură diferențierea tractului genital și a organelor genitale. Hormonul testicular la mamifere are acțiuni stimulatoare, inhibitoare și stabilizatoare, spre deosebire de păsări, unde hormonii sexuali produc numai acțiuni inhibitoare.

6.3.3. ROLUL FACTORILOR EXTRAGONADICI EMBRIONARI IN DIFERENȚIEREA TRACTULUI ȘI A ORGANELOR GENITALE

În principal, sînt considerați factorii care, după cum s-a arătat, influențează diferențierea sexuală a gonadelor;

Hipofiza, prin secreția gonadotropă, constituie un stimul pentru creșterea secrețiilor testiculare în anumite momente ale dezvoltării aparatului genital (diferențierea prostatei, masculinizarea tubercului genital etc.). Prin experiențe de decapitare la mamifere s-a constatat că testiculul embrionar poate să determine masculinitatea asupra întregului tract genital numai în prezența hipofizei și a hormonului gonadotrop.

Suprarenala, prin androgenii secretați în stadiile incipiente ale acestei glande, pare să aibă un oarecare rol în diferențierea tractului genital. Rezultatele cercetărilor sînt însă foarte contradictorii.

Placenta are o acțiune endocrină care, în anumite împrejurări, poate influența fenomenele de diferențiere a tractului și a organelor genitale.

În concluzie, referindu-ne atît la diferențierea sexuală a gonadelor cît și la diferențierea tractului genital și a organelor genitale externe rezultă că aceste procese sînt foarte complexe. Complexitatea lor constă în faptul că depind de mai mulți factori și anume: de baza ereditară, de hormonii sexuali, de factori extragonadici embrionari și de condițiile variate ale mediului extern. Dacă la acestea mai adăugăm particularitățile de specie și de stadiile de dezvoltare ale organismelor, imaginea complexității și a dificultăților studiilor în acest domeniu este mai completă. De aceea, în prezentarea acestor probleme nu ne-am referit la experiențe care atestă sau neagă rolul factorilor enumerați, pentru că sînt foarte multe date contradictorii.

6.4. BAZELE EMBRIOLOGICE ALE DIFERENȚIERII SEXELOR

Pentru a înțelege mai bine procesele de diferențiere a sexelor considerăm că este necesar să se cunoască originea lor de la nivelul embrionului. În cele ce urmează ne vom referi numai la bazele embriologice ale diferențierii sexelor la mamifere și la păsări.

La *mamifere*, diferențierea sexuală genică, masculină sau feminină, are loc chiar în momentul fecundării (constituirii individului), prin participarea cromozomilor sexuali la formarea zigotului. Așadar, embrionul care se formează este de un anumit sex, în funcție de cromozomul X sau Y pe care l-a conținut spermatozoidul care a

fecundat ovulul. Cu toate acestea, pînă la o anumită vîrstă (de 35 de zile la om), embrionul nu manifestă nici un semn de sexualizare. După aceea, dintr-o formațiune a embrionului ia naștere epiteliul germinativ, ale cărui celule prin proliferare formează *creasta genitală*, care se dezvoltă, se pediculează și formează gonada primordială sau progonada, care este bisexuată, adică este capabilă să evolueze spre o gonadă masculină sau spre o gonadă feminină pentru a realiza unisexualizarea. S-a mai menționat că progonada în această etapă este formată din două zone: zona corticală, cu potențialitatea de a forma o gonadă feminină — ovulul — și zona medulară, cu potențialitatea de a forma o gonadă masculină — testiculul.

Dezvoltarea uneia din cele două zone depinde de sexul genetic al embrionului. Dacă sexul genetic este XX, se va dezvolta zona corticală iar cea medulară va degenera și va apărea ovarul. Dacă sexul genetic este XY, se va dezvolta zona medulară iar cea corticală va degenera formîndu-se testiculul. În felul acesta se realizează sexul gametic (fig. 6.1.).

Odată cu progonada începe și dezvoltarea tractului genital intern din canalele Wolff și canalele Müller. Aceste formații, inițial, sînt potențial bisexuate și după aceea evoluează către un sex sau altul, în mod normal în concordanță cu sexul gonadei. La sexul feminin tractul genital se dezvoltă din canalele Müller, în timp ce canalele Wolff se atrofiază și dispar. Din porțiunile cranienne ale canalelor Müller se formează pavilioanele trompelor și cele două trompe, iar din segmentele inferioare ale celor două canale, care se apropie și apoi se alipesc, se formează uterul și vaginul.

La sexul masculin, tractul genital intern se dezvoltă din canalele Wolff, iar canalele Müller degenerază și dispar. Din porțiunea canalului Wolff, situată în dreptul testiculului, ia naștere epididimul, din porțiunea caudală se formează canalul deferent, iar din ultima parte se formează canalul ejaculator. După diferențierea tractului genital intern în feminin sau masculin, sexul nu mai poate fi modificat de

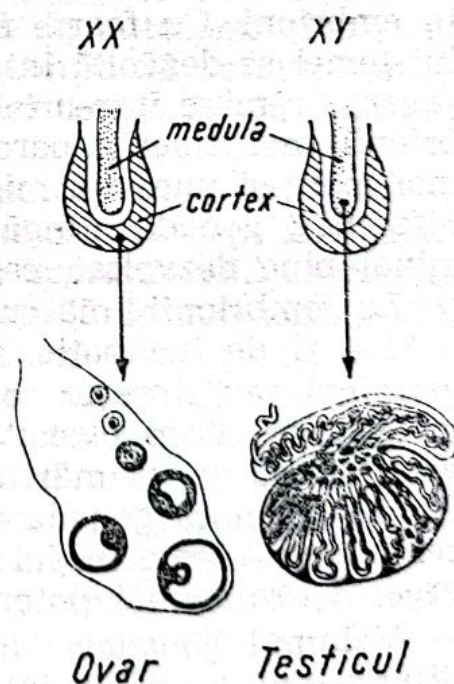


Fig. 6.1. Dezvoltarea ovarului și a testiculului la mamifere de la rudimentul gonadal potențial hermafrodit (după U. Mittwoch, 1973).

tactori fetali. În felul acesta embrionul posedă și un sex gonoforic intern, în concordanță cu cel gonadic.

Rolul gonadei embrionare în formarea organelor genitale interne și externe a fost elucidat prin distrugerea precoce a progonadei, adică înainte de a deveni unisexuată. În acest caz, se formează organe genitale interne și externe de tip feminin, indiferent de sexul genic (masculin sau feminin). Embrionul castrat precoce se dezvoltă în sens feminin pasiv. Deci, ovarul embrionar nu este necesar pentru edificarea feminină a organelor genitale interne și externe. Pentru formarea tractului genital masculin este însă absolut necesară prezența testiculelor. Îndepărtarea testiculului imediat după formarea lui duce la un fenotip feminin, ceea ce denotă că cromozomul Y acționează numai la nivelul testiculului și numai prin el.

La păsări, unde sexul femel este heterogametic (cu cromozomii sexului ZW) și sexul masculin homogametic (cu ZZ), apar unele aspecte diferite față de mamifere, în ceea ce privește diferențierea sexelor la nivel embrionar.

Cu toate că dezvoltarea gonadelor la embrionii de păsări este în general asemănătoare cu cea a mamiferelor, apar însă și unele aspecte specifice. O primă caracteristică este asimetria între partea stângă și dreaptă, în ceea ce privește dezvoltarea organelor sexuale în embrioni. Cu foarte mici excepții, numai gonada stângă a sexului femel se dezvoltă într-un ovar funcțional, în timp ce ovarul din dreapta rămâne într-un stadiu rudimentar. Cu toate acestea, în embrionii mai tineri apare asimetria gonadală, cu o gonadă stângă mai mare și una mai mică dreaptă. În timpul așa-zisei perioade indifferente, gonada stângă la ambele sexe conține un epiteliu germinal bine dezvoltat, care este un cortex ovarian incipient.

La embrionii masculi, resturile epiteliului persistă până în a 11-a zi de incubație. Gonada din dreapta conține puțin epiteliu germinal sau lipsește complet și se poate diferenția adesea numai în testicule. Dacă ovarul drept al păsării femele este suprimat, gonada stângă se va mări și se va diferenția într-un țesut testicular. Rezultă deci că gonada stângă, atât la embrionii masculini cât și la cei feminini, este inițial potențial hermafrodită, în timp ce gonada dreaptă are numai potențialitatea de a se diferenția masculin.

Volumul gonadelor la embrionii de pui masculi și femeli este diferit până în a 7-a zi de incubație. În acest timp, gonadele embrionilor masculi au fost mai mari decât gonadele corespunzătoare ale embrionilor femeli. După a 8-a zi, gonada stângă a embrionilor femeli devine mai mare decât cea a embrionilor masculi. În perioada 8—11 zile, se observă o degradare a epiteliului germinal la

gonadele din stînga ale embrionilor masculi. Deci diferențierea ovariană la embrionii de păsări este însoțită de o rată de creștere care este mai mare decît a gonadelor embrionilor masculi.

În urma experiențelor de castrare a embrionilor s-a demonstrat că la păsări ovarul este gonada dominantă în embrion. Cînd gonadele embrionare au fost distruse cu raze X, embrionii au dezvoltat predominant fenotip mascul.

Din prezentarea foarte schematică a mecanismului de diferențiere a sexelor la nivel embrionar la mamifere și la păsări rezultă complexitatea proceselor și dificultățile ce apar în detalierea și aprofundarea lor.

6.5. ETAPELE DE SEXUALIZARE LA OM

Procesul de sexualizare la om se realizează în mai multe etape succesive:

Etapa genică de diferențiere sexuală masculină sau feminină are loc în momentul fecundării, datorită cromozomilor sexului.

Se știe, că, la om, nucleul celulelor corpului are 46 de cromozomi. Ovulele conțin fiecare cîte 22 de autozomi + un cromozom X. Spermatozoizii conțin, de asemenea, 22 de autozomi și cîte un cromozom al sexului; dar în timp ce unii conțin 22 de autozomi + cromozomul sexului X, ceilalți spermatozoizi conțin 22 de autozomi + cromozomul Y.

Cînd un ovul va fi fecundat de un spermatozoid care conține cromozomul X, va lua naștere un zigot cu componența XX, adică de sex femel. Fecundarea unui ovul cu un spermatozoid ce conține cromozomul Y va da naștere unui individ cu 22 de autozomi + XY, adică unui mascul. În felul acesta se realizează sexul genic.

Etapa gonadică constă în formarea gonadelor, adică a glandelor sexuale (testicul și ovar). Cu toate că embrionul format este de un anumit sex genic, pînă la vîrsta de 35 de zile nu are nici un semn de sexualizare. Între a 35-a și a 45-a zi se formează *creasta germinativă*, care conține elemente de formare a testiculului și a ovarului. Gonada este formată în această perioadă din două zone: *zona corticală*, cu potențialitatea de a forma o gonadă feminină — ovarul — și *zona medulară*, cu potențialitatea de formare a unei gonade masculine — testiculul. Rezultă deci că pînă la a 45-a zi gonada este nediferențiată, iar embrionul este un hermafrodit (un bisexuat).

Care din cele două zone ale gonadei inițiale se va dezvolta? Aceasta depinde de sexul genic al embrionului. Dacă sexul genic

este XX se va dezvolta zona corticală și va apărea ovarul. Dacă sexul genic este XY se va dezvolta zona medulară, formându-se testiculul. În aproximativ a 60-a zi diferențierea gonadică este completă, realizându-se sexul gonadic.

Distrugerea precoce a gonadei, înainte de a deveni unisexuată, adică în stadiul de progonadă, determină formarea de organe genitale interne și externe de tip feminin, indiferent de sexul genic (masculin sau feminin). Embrionul castrat se dezvoltă în sens feminin. Deci, ovarul embrionar nu este necesar pentru edificarea feminină a organelor genitale interne și externe. Pentru formarea tractului genital masculin este însă absolut necesară prezența testiculelor; ca dovadă este faptul că îndepărtarea testiculului imediat după formarea lui duce la un fenotip feminin; ceea ce denotă că cromozomul Y acționează numai la nivelul testiculului și numai prin acesta.

Etapă hormonală apare atunci când gonada, prin secreția hormonală specifică de tip masculin sau feminin, provoacă modificări profunde organismului.

La embrion, tractul genital intern este, de asemenea, nediferențiat ca sex (este hermafrodit), fiind format din canalele lui Wolff, cu potențialitate de transformare în tract genital intern de tip masculin, și canalul lui Müller, cu potențialitate de transformare în tract intern de tip feminin.

Dacă, de exemplu, testiculul embrionar secretă hormoni specifici, masculinizanți (androgeni), se stimulează dezvoltarea tractului genital intern de tip masculin. În consecință, vor apărea epididimul, canalul deferent și veziculele seminale. În lipsa secreției de androgeni testiculari, tractul genital intern se dezvoltă pasiv de tip feminin, deci vor apărea trompe și uter. În ambele cazuri, rămân în stare rudimentară urme evidente ale structurilor sexului opus neexteriorizat.

Tot sub influența hormonilor sexuali embrionari se formează organele genitale externe. Așadar, etapa hormonală definește sexul hormonal și în același timp sexul morfologic al embrionului.

Sexul hormonal format în timpul vieții intrauterine se perfecțiază în timpul vieții extrauterine în anumite etape din dezvoltarea individului.

La om, în epoca copilăriei, gonadele rămân practic nedevelopate. La vârsta de circa 12 ani la fete și de 13½ la băieți, gonadele încep să secrete cantități mari de hormoni feminizanți sau masculinizanți. Sub influența acestor hormoni, copilul se transformă în adult, cu toate caracteristicile specifice sexului (în jurul vârstei de 16—19 ani).

Etapa psihică a sexualizării este o consecință a acțiunii hormonilor sexuali asupra sistemului nervos, modificând comportamentul psihic al individului. De aceea în familie, ca și în societate, tinărul este crescut ca băiat sau ca fată, acordându-i-se o educație specifică. Cu această ocazie se dobândesc anumite trăsături psihice diferențiate. În această epocă se impune un anumit tip de comportament, un anumit tip de viață. În felul acesta se realizează *sexul psihic*, care necesită o intensă și multilaterală grijă educațională.

CAPITOLUL VII

EREDITATEA CARACTERELOR ȘI ÎNSUȘIRILOR LEGATE, INFLUENȚATE SAU LIMITATE DE SEX

După anul 1900, când a avut loc redescoperirea legilor mendeliene, activitatea de cercetare în genetică s-a intensificat în trei direcții principale: repetarea pură a lucrărilor lui *Gr. Mendel*; extinderea cercetărilor inițiale și la alte specii de plante și animale, dovedind larga aplicabilitate a principiilor și legilor mendeliene; explicarea unor abateri de la raporturile de segregare mendeliene. Abaterile pot fi aparente sau reale, în funcție de cauzele care le generează. În acest capitol vom explica abaterile cauzate de următoarele fenomene: când genele care determină anumite caractere și însușiri se găsesc pe cromozomii sexului (sex-linkage); când unele caractere și însușiri apar la ambele sexe, dar au o expresivitate mai mare la unul dintre ele (sex-influenced sau sex-controlled); când o serie de trăsături, cum sînt cele care determină diferențele morfologice între cele două sexe, se manifestă numai la un sex (sex-limited).

7.1. EREDITATEA CARACTERELOR ȘI ÎNSUȘIRILOR LEGATE CU CROMOZOMII SEXULUI (SEX-LINKAGE)

Odată cu descoperirea mecanismului cromozomal de determinare a sexelor s-a ajuns și la o altă descoperire și anume că genele care se găsesc plasate pe cromozomii sexului au o comportare deosebită de cele care se găsesc pe autozomi în procesul de transmitere și anume: nu se distribuie în mod egal la descendența femelă și masculă, ci se transmit de preferință la un anumit sex. De exemplu, pe cromozomul X de la *Drosophila melanogaster* se găsesc peste 140 de gene. Toate acestea se transmit odată cu cromozomul X, adică

sînt „legate“ sau „înlănțuite“ cu acest cromozom, manifestînd fenomenul cunoscut în genetică sub denumirea de *sex-linkage*.

Deci, *prin ereditate legată (înlănțuită) cu sexul* se înțelege transmiterea unor caractere și însușiri a căror gene se găsesc pe cromozomii sexului și se transmit odată cu ei. Expresia „legat (sau înlănțuit) de sex“ nu înseamnă că anumite caracteristici ale organismului sînt apanajul unui sex, ci, că factorii care le determină sînt purtați de cromozomii sexului. Astfel de caracteristici alelomorfe pot fi transmise atît de gametul femel cît și de gametul mascul.

Cum se poate recunoaște acest tip de ereditate? Într-o încrucișare obișnuită, în care genele urmărite sînt în autozomi, sexul părinților nu are adesea nici o influență în transmiterea lor. Cînd genele urmărite sînt localizate în cromozomii sexului, rezultatul încrucișării diferă atît în F_1 cît și în generațiile următoare, după cum gena urmărită este purtată de sexul mascul sau de sexul femel. Cu alte cuvinte, genele legate de sex nu se transmit independent, ci legate de cromozomii sexului în care se găsesc.

7.1.1. EREDITATEA CARACTERISTICILOR LEGATE DE SEX LA ORGANISMELE CU SEXUL MASCUL HETEROGAMETIC (tipul *DROSOPHILA*)

Acest tip de ereditate poate fi: legat complet de cromozomul X, legat complet de cromozomul Y sau legat parțial de ambii cromozomi ai sexului.

Ereditatea legată complet de cromozomul X. Pentru explicare sînt folosite experiențele lui T. H. Morgan (1909) cu *Drosophila*. Din încrucișarea între o femelă cu ochi roșii, homozigotă, cu factorul pentru culoarea roșie în ambii cromozomi X $\begin{pmatrix} RR \\ || \\ XX \end{pmatrix}$ și un mascul hemizigot cu ochi albi, cu factorul recesiv în unicul cromozom X $\begin{pmatrix} r \\ || \\ XY \end{pmatrix}$, în F_1 s-au obținut numai indivizi cu ochi de culoare roșie, iar raportul între sexe a fost de $1 \begin{pmatrix} R & r \\ || & | \\ XX & XY \end{pmatrix} : 1 \begin{pmatrix} R \\ | \\ XY \end{pmatrix}$ (fig. 7.1.). În F_1 , femelele heterozigote formează gameți cu $\begin{pmatrix} R \\ | \\ X \end{pmatrix}$ și cu $\begin{pmatrix} r \\ | \\ X \end{pmatrix}$, iar masculii produc spermatozoizi cu $\begin{pmatrix} R \\ | \\ X \end{pmatrix}$ și $\begin{pmatrix} Y \end{pmatrix}$. Încrucișînd între ei indivizi

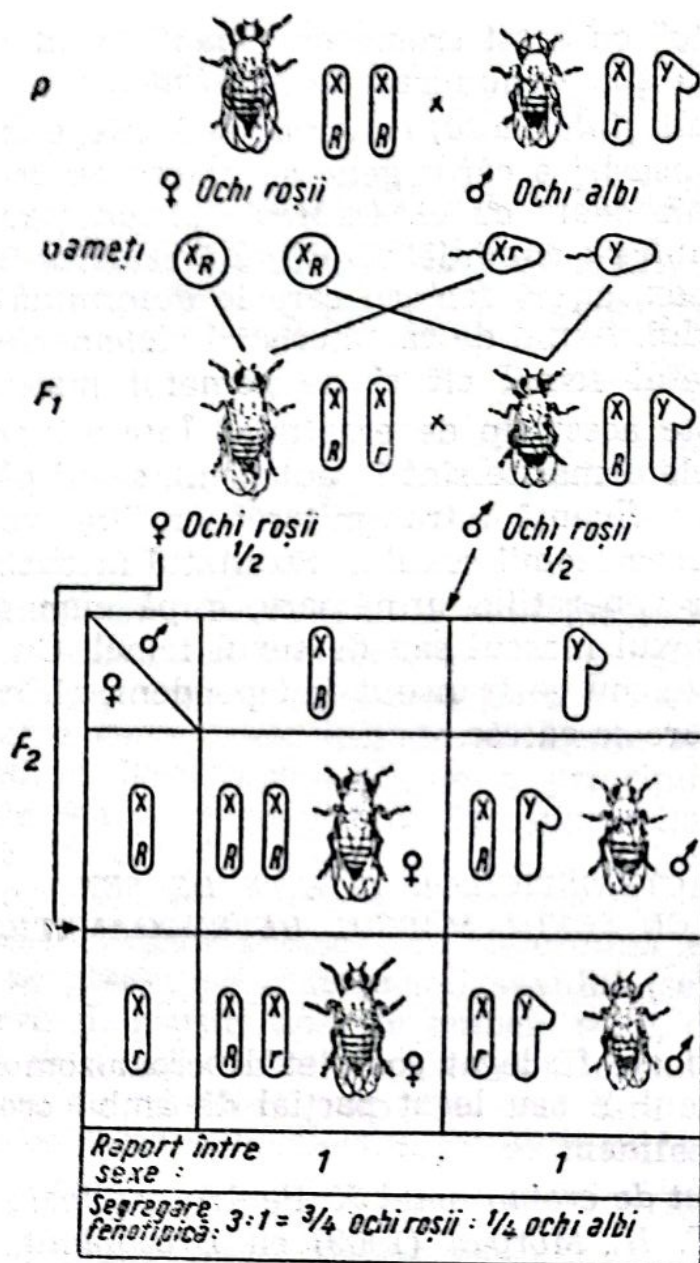


Fig. 7.1. Ereditatea caracterelor legate de sex la *Drosophila*. (Încrușișarea între o femelă cu ochi roșii și un mascul cu ochi albi).

din F₁ s-a obținut în F₂: $\frac{RR}{XX}$ (femele cu ochi roșii), $\frac{R}{XY}$ (masculi cu ochi roșii), $\frac{Rr}{XX}$ (femele cu ochi roșii) și $\frac{r}{XY}$ (masculi cu ochi albi), adică raportul de 1:1 între sexe și o segregare fenotipică de 3 ochi roșii: 1 ochi alb, adică toate femelele au ochi roșii, iar masculii 50% sînt cu ochi roșii și 50% cu ochi albi.

Cînd s-a efectuat o încrușișare inversă, între femele cu ochi albi și masculi cu ochi roșii, segregarea a apărut deja în F₁, și anume: 50% femele cu ochi roșii și 50% masculi cu ochi albi. Segregarea respectivă se explică astfel: fiicele cu ochi roșii moștenesc de la

tată cromozomul X , care poartă gena R (ochi roșii) și de la mamă al doilea cromozom X cu gena recesivă r (ochi albi); fiii cu ochi albi primesc de la mamă un cromozom X cu gena r , iar de la tată cromozomul Y , care fiind inert genic permite manifestarea genei r , deși este recesivă. Acest mod de transmitere a caracteristicilor legate de sex de la mamă la fii și de la tată la fiice se numește *moștenire în cruciș* sau *criss-cross* (fig. 7.2.).

Din încrucișarea hibridilor din F_1 , au rezultat în F_2 femele și masculi în raport de $1:1$, iar cele două caractere au segregat pentru fiecare sex tot în raportul de $1:1$.

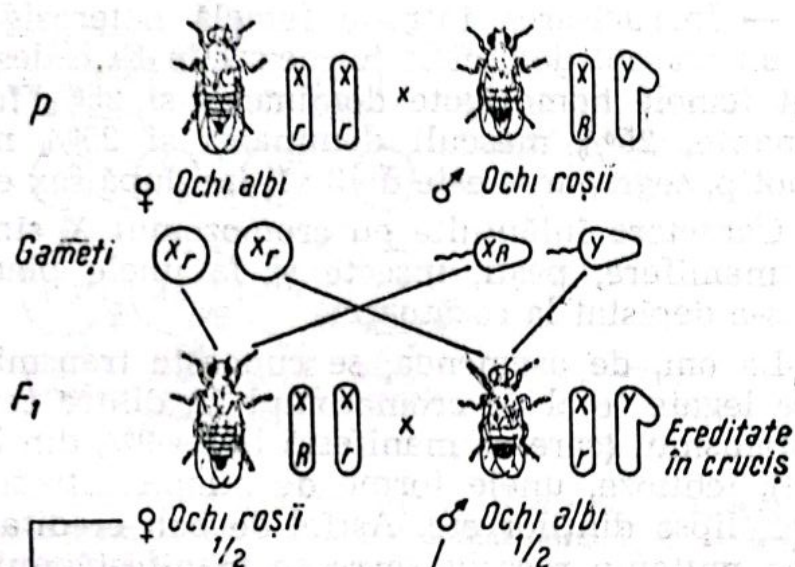


Fig. 7.2. Ereditatea caracterelor legate de sex la *Drosophila* când femela are ochi albi și masculul are ochi roșii. (Transmiterea în cruciș a caracterelor în F_1).

	♀ Ochi roșii 1/2	♂ Ochi albi 1/2
	♀	♂
	X	Y
	r	
F ₂	X	X X
	R	r
	X	Y
	R	r
	X	Y
	r	r
Raport între sexe : 1 : 1		
Segregare fenotipică : 1/4 ♀ Ochi roșii : 1/4 ♂ Ochi roșii : 1/4 ♀ Ochi albi : 1/4 ♂ Ochi albi		

Pe baza experiențelor descrise s-au stabilit următoarele reguli ale eredității legate complet cu cromozomul X:

— Încrucișarea între o femelă homozigotă dominantă cu un mascul recesiv dă în F_1 50% femele heterozigote dominante și 50% masculi cu fenotip dominant;

— Încrucișarea unei femele homozigote recesive cu un mascul dominant produce o moștenire în cruce. Descendența femelă are fenotip dominant, iar cea masculă fenotipul recesiv;

— Din încrucișare între o femelă heterozigotă dominantă din F_1 , cu un mascul recesiv se obțin în F_2 descendențe femele cu fenotip dominant și recesiv și masculi cu fenotip recesiv și dominant;

— Încrucișarea între o femelă heterozigotă dominantă din F_1 cu un mascul dominant formează în F_2 o descendență în care: 25% sînt femele homozigote dominante și 25% femele heterozigote dominante, 25% masculi dominanți și 25% masculi recesivi. După fenotip, segregarea este de 3 : 1, iar după sex este de 1 : 1.

Caractere înălțuite cu cromozomul X sînt cunoscute la o serie de mamifere, pești, insecte și la unele plante dioice. Fenomenul nu s-a depistat la rozătoare.

La om, de asemenea, se cunoaște transmiterea unor boli ereditare legate total de cromozomul X, dintre care amintim: hemofilia, daltonismul (care se manifestă la 5—9% din bărbați și 0,5% din femei), ichtioza, unele forme de miopie, atrofierea glandelor sudoripare, lipsa dinților etc. Astfel de boli ereditare sînt determinate de gene mutante recesive care se manifestă numai la bărbați, pentru că la om, sexul mascul este heterogametic, ceea ce permite ca o astfel de genă în doză simplă să determine fenotipul corespunzător. La femei, care reprezintă sexul homogametic, genele amintite apar numai în stare heterozigotă, adică numai pe unul din cei doi cromozomi X, și nu se manifestă. Cînd genele acestor boli se găsesc în stare homozigotă au efect letal și embrionii de sex femel adesea pier.

Dintre maladiile legate de cromozomul X la om, se va analiza modul de transmitere a hemofiliei (necoagularea sîngelui), determinată de gena recesivă h și a daltonismului determinat de gena recesivă d . Dacă bărbații hemofili se căsătoresc cu femei sănătoase, copiii lor, băieți și fete, vor fi sănătoși. Gena h , care determină hemofilia, se află însă prezentă la fiicele lor, în stare heterozigotă și nu se manifestă. De aceea, fiicele lor sînt aparent sănătoase (fig. 7.3.a). Cînd femei aparent sănătoase (heterozigote pentru gena h) se căsătoresc cu bărbați normali, jumătate din băieți vor fi hemofili și jumătate sănătoși, iar fetele, de asemenea, vor fi jumătate sănă-

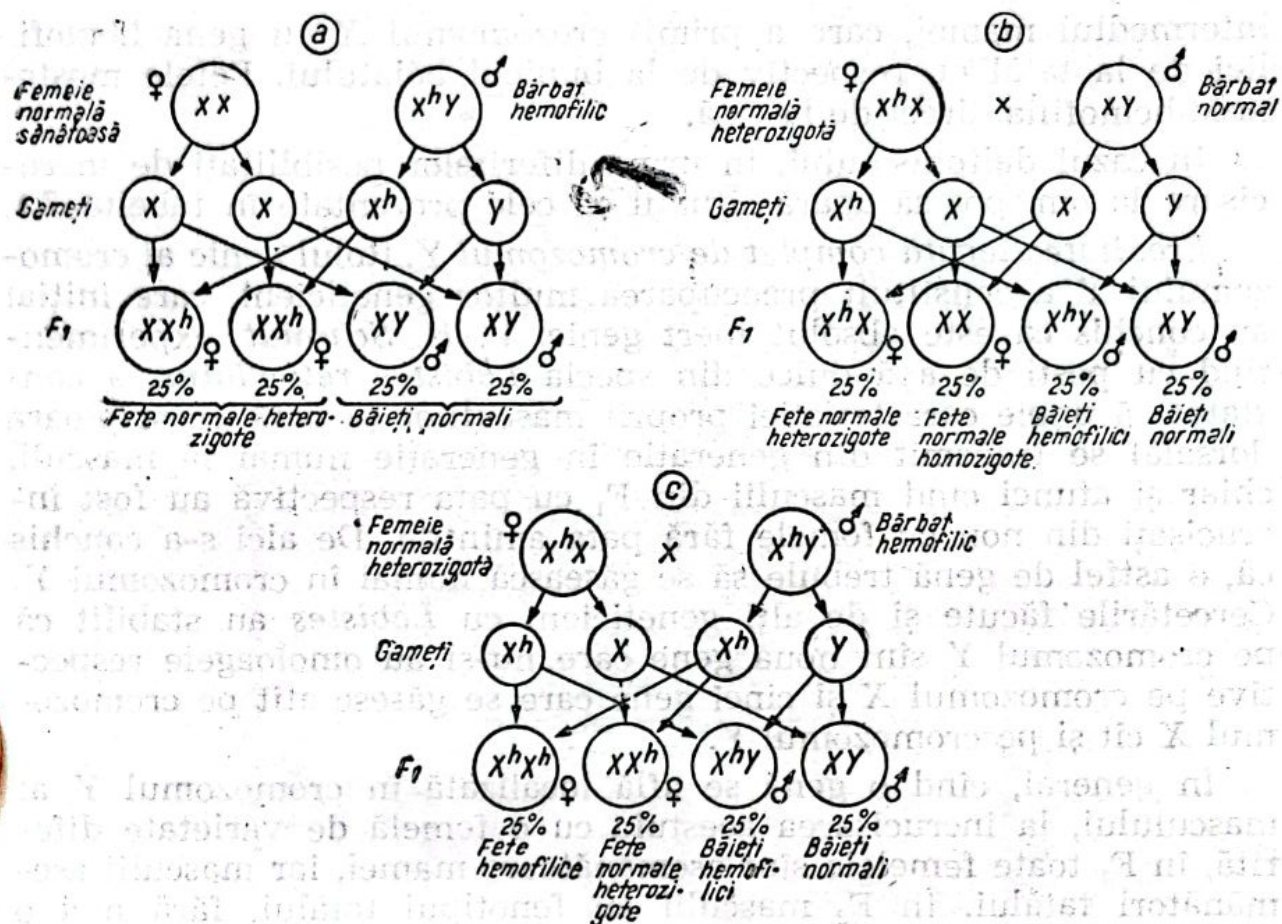


Fig. 7.3. Diferite posibilități de transmitere a hemofiliei: A — femeie sănătoasă × bărbat hemofilic; B — femeie normală heterozigotă × bărbat normal; C — femeie heterozigotă × bărbat hemofilic.

toase și jumătate aparent sănătoase. Acestea din urmă, purtătoare ale genei *h*, se vor comporta ca și mama lor (fig. 7.3.b).

Pentru a fi și mai clar modul de transmitere a hemofiliei la om se prezintă în figura 7.4 pedigree-ul unei familii în care unii membri ai ei sunt hemofili. Din schema respectivă se poate vedea că un băiat hemofil, provenit din părinți care nu au manifestat această boală, moștenește maladia de la bunicul dinspre mamă. Moștenirea s-a făcut prin

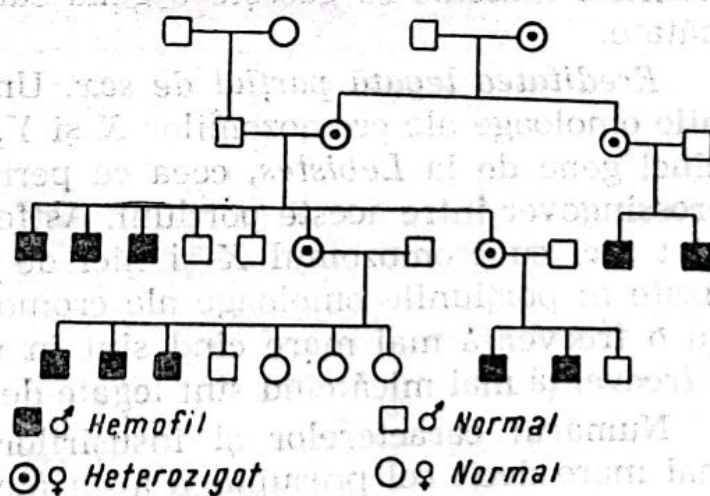


Fig. 7.4. Pedigree-ul unei familii umane cu unii membri hemofilici.

intermediul mamei, care a primit cromozomul X cu gena hemofiliei de la tatăl ei, respectiv de la bunicul băiatului. Fetele moștenesc hemofilia direct de la tată.

În cazul daltonismului, în urma diferitelor posibilități de încrucișare la om, pot să apară situații ca cele prezentate în tabelul 7.1.

Ereditatea legată complet de cromozomul Y. Rolul genic al cromozomului Y a constituit preocuparea multor geneticieni, care inițial au conchis că este absolut inert genic. V. H. Schmidt, experimentând cu pești de apă dulce din specia *Lebistes reticulatus*, a constatat că unele caracteristici proprii masculilor (o pată pe aripioara dorsală) se transmit din generație în generație numai la masculi, chiar și atunci când masculii din F_1 cu pata respectivă au fost încrucișați din nou cu femele fără pata amintită. De aici s-a conchis că, o astfel de genă trebuie să se găsească numai în cromozomul Y. Cercetările făcute și de alți geneticieni cu *Lebistes* au stabilit că pe cromozomul Y sînt nouă gene care nu-și au omoloagele respective pe cromozomul X și cinci gene care se găsesc atît pe cromozomul X cît și pe cromozomul Y.

În general, cînd o genă se află localizată în cromozomul Y al masculului, la încrucișarea acestuia cu o femelă de varietate diferită, în F_1 toate femelele sînt asemănătoare mamei, iar masculii asemănători tatălui. În F_2 masculii au fenotipul tatălui, fără nici o segregare, pentru că numai ei poartă cromozomul Y cu gena care determină fenotipul patern.

Fenomene ereditare înlănțuite cu cromozomul Y au fost constatate și la plante. De exemplu, la *Melandrium album*, caracterul de frunze pătate nu apare decît la plante de sex femel, deoarece la plantele masculine se găsește o genă care inhibă formarea de frunze pătate.

Ereditatea legată parțial de sex. Unele gene se găsesc în porțiunile omoloage ale cromozomilor X și Y, așa cum s-au menționat cele cinci gene de la *Lebistes*, ceea ce permite un schimb de gene prin crossingover între aceste porțiuni. Astfel de gene nu sînt legate complet nici cu cromozomul X și nici de cromozomul Y. Genele localizate în porțiunile omoloage ale cromozomilor X și Y se moștenesc cu o frecvență mai mare cînd sînt în unul din cromozomii X și cu o frecvență mai mică cînd sînt legate de cromozomul Y.

Numărul caracterelor și însușirilor legate parțial de sex este mai mare decît cel presupus a avea factorii în segmentele omoloage ale cromozomilor X și Y de la mamifere. Unele particularități legate parțial de sex se pot atribui unor factori autozomali a căror

Tabelul 7.1.

Rezultatele încrucișării în diferitele cazuri de daltonism
(după L. M. Lerner, 1968)

Genotipuri Gameți Sexe	Homozigot normal X normal	Homozigot normal X daltonist	Homozigot daltonist X normal	Homozigot daltonist X daltonist	Heterozigot X normal	Heterozigot X daltonist
Genotipurile părinților ♀ ♂	$X^D X^D$ $X^D Y$	$X^D X^D$ $X^D Y$	$X^d X^d$ $X^d Y$	$X^d X^d$ $X^d Y$	$X^D X^d$ $X^D Y$	$X^D X^d$ $X^d Y$
Gameți ♀ ♂	X^D X^D, Y	X^D X^d, Y	X^d X^D, Y	X^d X^d, Y	$X^D X^d$ $X^D Y$	$X^D X^d$ $X^d Y$
Genotipurile descendenților ♀ ♂	$X^D X^D$ $X^D Y$	$X^D X^d$ $X^D Y$	$X^D X^d$ $X^d Y$	$X^d X^d$ $X^d Y$	$X^D X^D, X^D X^d$ $X^D Y, X^d Y$	$X^D X^d, X^d X^d$ $X^D Y, X^d Y$
Raportul fenotipic ♀ ♂	Toate normale Toți normali	Toate normale Toți normali	Toate normale Toți daltoniști	Toate daltoniste Toți daltoniști	Toate normale 1:1	1:1 1:1

manifestare este controlată de sex. O altă sursă de confuzie în interpretarea acestui fenomen este manifestarea neregulată a caracterelor semidominante legate de sex.

7.1.2. EREDITATEA CARACTERISTICILOR LEGATE DE SEX LA ORGANISMELE CU SEXUL FEMEL HETEROGAMETIC (TIPUL ABRAXAS)

Pentru exemplificare cităm experiențele lui L. Doncaster și G. H. Raynor (1906) cu *Abraxas grossulariata* și mutanta *Abraxas lacticolor*. Când s-au încrucișat femele de *Abraxas grossulariata* (ZW) cu masculi de *A. lacticolor* (ZZ), în F_1 s-au obținut 50% femele de

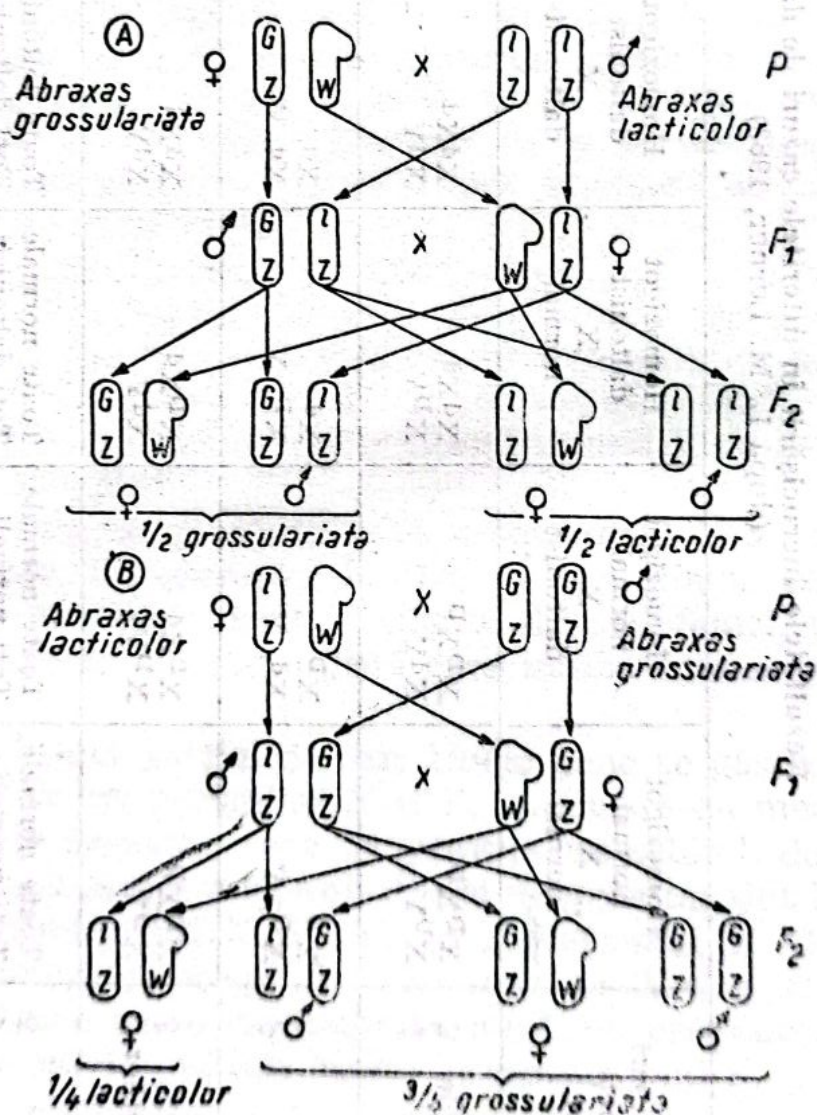
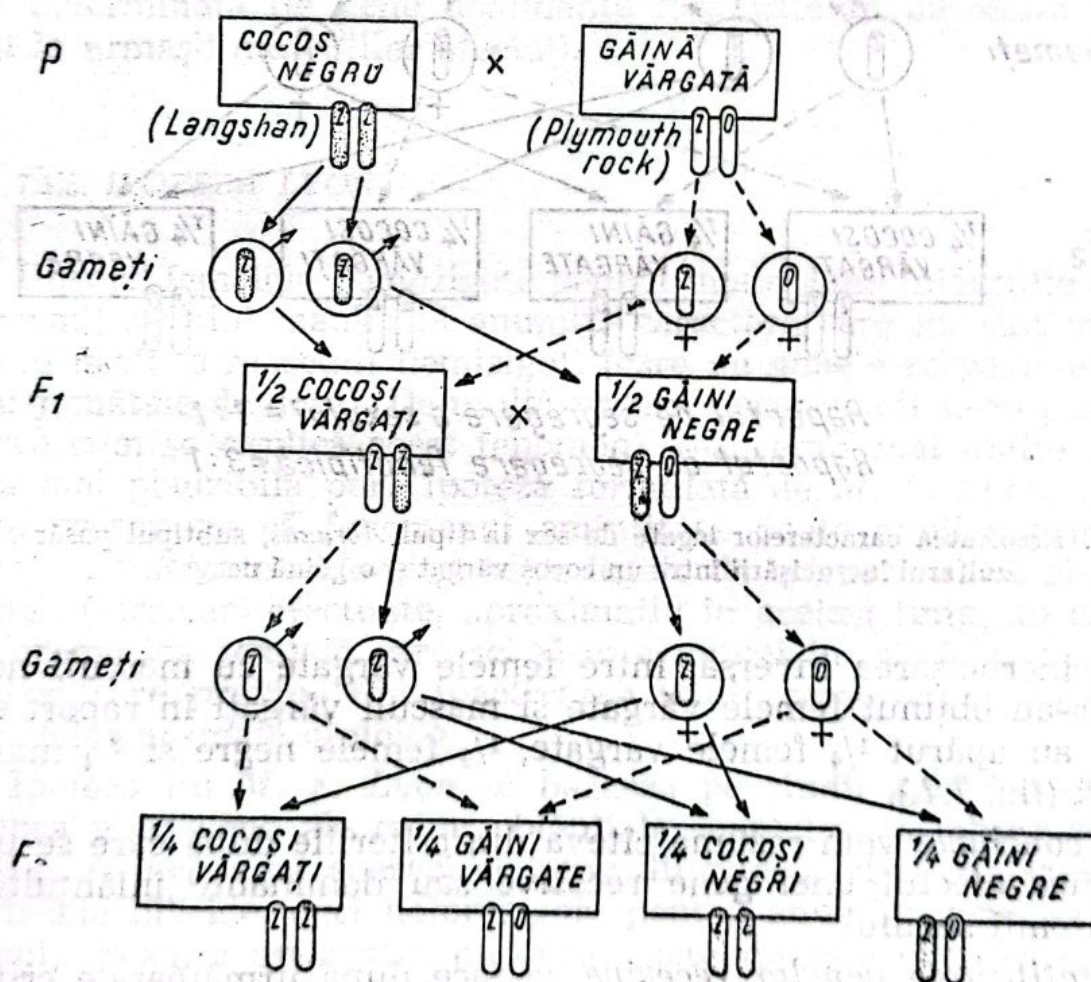


Fig. 7.5. Ereditatea caracterelor legate de sex la tipul *Abraxas*, subtipul fluture: A — încrucișarea între *Abraxas grossulariata* și *A. lacticolor*; B — încrucișarea inversă dintre *A. lacticolor* și *A. grossulariata*.

tip *lacticolor* și 50% masculi de tip *grossulariata* (moștenire în cruce). Din încrucișarea între ei a indivizilor din F_1 au rezultat în F_2 raporturi egale în cadrul fiecărui sex (fig. 7.5.A).

La o încrucișare inversă (*A. lacticolor* ♀ × *A. grossulariata* ♂), în F_1 , atât masculii cât și femelele au fost cu aspect de *grossulariata*. Heterozigoții din F_1 încrucișați între ei au dat în F_2 : $3/4$ indivizi de tip *grossulariata* și $1/4$ de tip *lacticolor* (aceștia din urmă de sex femele, conform schemei din figura 7.5.B).

Morgan și Goodale (1912) au obținut rezultate analoage la păsări, încrucișând cocoși din rasa *Langshan* cu penaj negru uniform cu găini din rasa *Plymouth Rock* cu penaj vârgat (porumbacă). În F_1 au rezultat 50% masculi vârgați și 50% femele negre (creditate în cruce), iar în F_2 au apărut $1/4$ femele vârgate, $1/4$ femele negre, $1/4$ masculi vârgați și $1/4$ masculi negri (fig. 7.6.).



Raportul de segregare a sexului = 1:1

Raportul de segregare fenotipică = 1:1

Fig. 7.6. Ereditatea caracterelor legate de sex la tipul *Abraxas*, subtipul pasăre. (Rezultatul încrucișării între un cocoș negru și o găină vârgată).

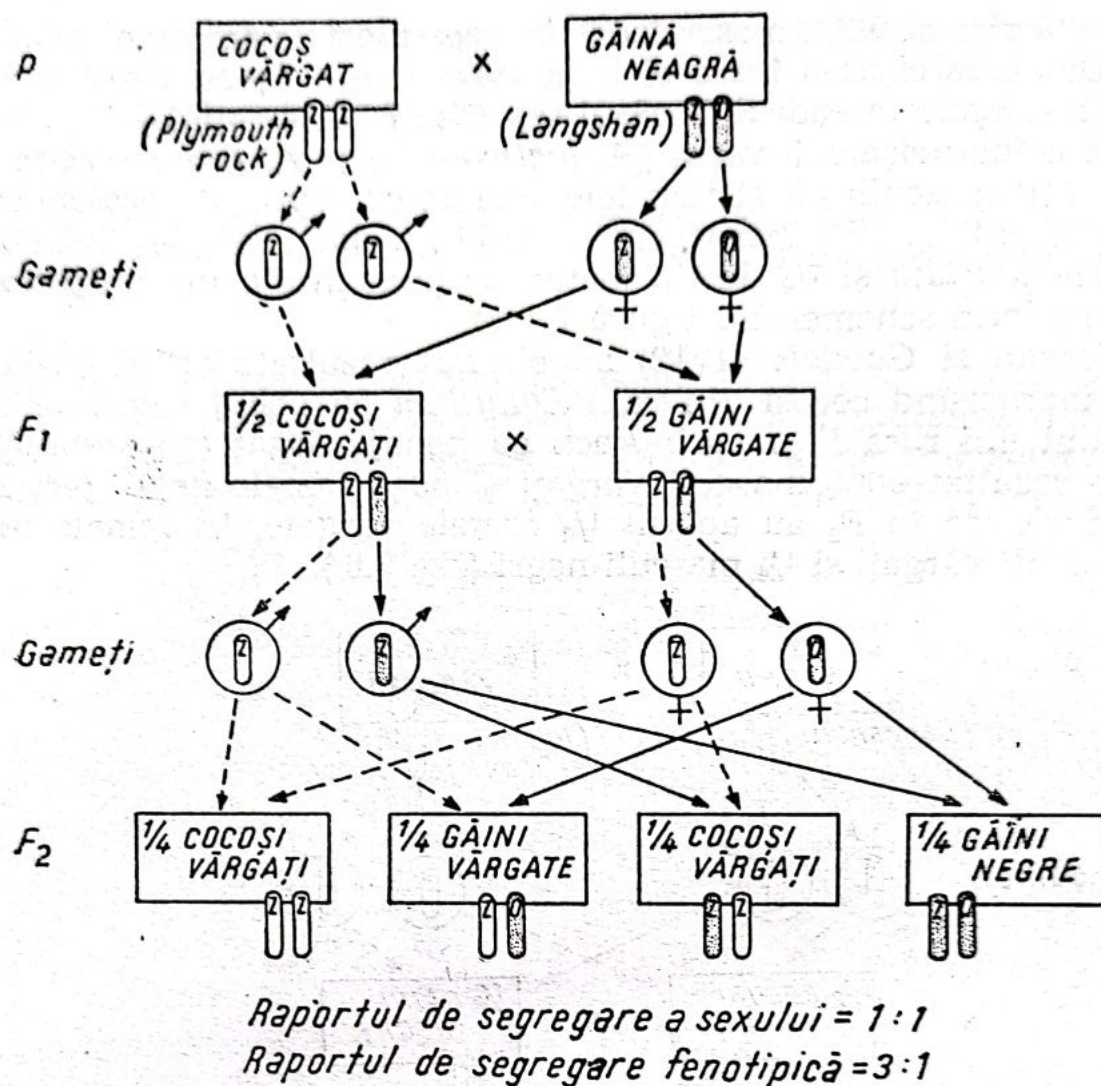


Fig. 7.7. Ereditatea caracterelor legate de sex la tipul *Abraxas*, subtipul pasăre. (Rezultatul încrucișării între un cocoș vârgat și o găină neagră).

La încrucișarea inversă, între femele vârgate cu masculi negri, în F_1 s-au obținut femele vârgate și masculi vârgați în raport egal. În F_2 au apărut $1/4$ femele vârgate, $1/4$ femele negre și $2/4$ masculi vârgați (fig. 7.7.).

În concluzie vom rezuma câteva din criteriile după care se poate identifica efectul unei gene recesive sau dominante înlănțuită cu cromozomii sexului.

Identificarea genelor recesive se face după următoarele criterii:

— Exteriorizarea caracteristicilor pe care le determină genele respective este mult mai frecventă la masculi decât la femele;

-- Caracteristicile unui mascul afectat se transmit direct la fiii lui; aceleași caracteristici vor apare apoi numai la jumă-

tate din fiii ficelor respective (în cazul cînd s-au încrucișat cu masculi normali);

— O alelă recesivă înlănțuită cu cromozomul X nu va fi niciodată transmisă direct de la tată la fiii lui.

Identificarea genelor dominante se face după următoarele criterii:

— Caracteristicile tatălui se transmit și se manifestă numai la fiicele lui (niciodată la fiii lui);

— Femelele heterozigote vor transmite caracterul determinant numai la jumătate din fiii și fiicele rezultate;

— Femelele homozigote transmit caracterul determinant la toți copiii, indiferent de sexul lor;

— Moștenirea caracteristicilor determinate de gene dominante legate de sex nu poate fi deosebită la descendenții sexului femel de cea determinată de gene dominante localizate în autozomi, ci numai la urmașii masculilor afectați.

7.1.3. IPOTEZA LYON

Uneori, femelele homozigote pentru unele gene înlănțuite cu cromozomii sexului manifestă anumite caractere care nu sînt mai evidente decît la masculii hemizigoți (care au genele respective în numai jumătate de doză). De multă vreme, geneticienii și-au pus întrebarea cum se explică acest fenomen? S-au emis mai multe ipoteze. Cea mai plauzibilă pare ipoteza formulată de *M. F. Lyon*, în 1962, care presupune că fenomenul amintit se poate explica prin reducerea la jumătate a dozei genelor legate de cromozomii X ai sexului femel. Cercetări efectuate, aproximativ în același timp, au descoperit cromatina sexuală care se găsește numai în celulele sexului femel și care provine din inactivarea unui cromozom X în celulele femelelor normale diploide.

Ipoteza lui *M. F. Lyon* se bazează pe studii genetice efectuate asupra unor gene ale culorii blănii la șoareci și pe observații citologice. A încrucișat șoareci cu gene diferite privind culoarea blănii. Femelele hibride, deci heterozigote pentru anumite gene ale culorii blănii, prezintă un aspect mozaicat (care nu este caracteristic celor doi părinți homozigoți) și nu au o culoare intermediară genitorilor respectivi. Șoarecii masculi normali cu cromozomii XY și cei anormali cu XO nu au prezentat niciodată un aspect mozaicat. Apariția acestui aspect mozaicat și la alte femele de mamifer heterozigote, pentru gene color înlănțuite cu cromozomii sexului, s-a explicat pe

baza existenței unor sectoare de celule, unele de la un cromozom X iar altele de la celălalt.

Proba citologică, pe care s-a bazat ipoteza, a constatat în faptul că numărul corpusculilor de cromatină sexuală în celulele femelelor adulte este egal cu numărul de cromozomi X observați în metafaza preparatelor, minus unu. În acest caz, se presupune că numai un cromozom X este solicitat (necesar) pentru metabolismul celular în celulele femele.

Orice cromozom X în plus față de cel solicitat devine heteropictic și inactiv genic.

Care din cromozomii X devine inactiv este ceva întâmplător. Când un cromozom X a devenit inactiv, toate celulele ce vor lua naștere din o astfel de linie de celule vor avea un cromozom X inactiv, adică o granulă de cromatină sexuală. Fenomenul de inactivare a unui cromozom X la femele de șoareci apare într-un stadiu incipient al dezvoltării, pe când la embrionul uman apare numai după a 16-a zi. Inactivarea unui cromozom X la om ceva mai târziu este cauza influențării unor trăsături care apar pînă atunci determinate de ambii cromozomi. După a 16-a zi, numai un cromozom X este funcțional. Aceasta este explicația apariției la femele a aspectului mozaicat cu privire la genele înlănțuite cu cromozomul X.

Pe baza ipotezei *Lyon* se pot explica anumite consecințe ale genelor înlănțuite cu cromozomii sexului la om și la alte mamifere;

— De ce organismele femele cu doi cromozomi X manifestă anumite caractere dependente de cromozomii X în aceeași intensitate ca organismele masculine care au numai un cromozom X;

— Apariția unui aspect mozaicat pentru genele din cromozomii X la femelele heterozigote;

— Variabilitatea manifestării fenotipice care apare la femelele heterozigote din cauza inactivării la întâmplare a unuia sau celuilalt cromozom X.

La alte organisme, mecanismele de compensare a dozei genelor din cromozomii X la cele două sexe par a fi realizate prin așa-zisele gene reglatoare care se găsesc tot în cromozomii respectivi. Astfel de gene tind să anuleze efectul a diferite doze de gene prin influențarea transcripției genice, a translației genice sau activitatea biologică a proteinelor rezultate din aceste procese. Așadar, pot exista și alte mecanisme de reglare a dozajului activității genelor înlănțuite cu cromozomii X, în afară de pierderea unui cromozom X (ipoteza lui *Lyon*) (după *E. J. Gardner*, 1972).

7.1.4. FRECVENȚA GENELOR ȘI ECHILIBRUL UNEI POPULAȚII ÎN CAZUL GENELOR ÎNLĂNȚUITE CU SEXUL

Prin frecvența genelor într-o populație se înțelege proporția diferitelor alele ale unei gene într-o populație. Pentru a obține astfel de proporție se ia în calcul numărul total al indivizilor dintr-o populație cu diverse genotipuri și se estimează frecvența relativă a alelelor urmărite.

Stabilirea frecvenței unei gene într-o populație este determinată de prezența genei respective pe autozomi sau prezența ei în forma înălțuită cu cromozomii sexului.

Cînd gena se găsește pe autozomi. Să presupunem că din tot genofondul unei populații la un anumit locus autozomal sînt două gene alele diferite, A și a . Populația respectivă are un anumit număr de indivizi pe care îl notăm cu N . Suma genelor A și a pentru întreaga populație va fi $2N$ (în calcule ne referim numai la indivizi diploizi). Cele două gene alele diferite ale aceluiași locus (A și a) pot forma trei genotipuri: AA , Aa și aa . Dacă se notează numărul homozigoților dominanți (AA) cu D , numărul heterozigoților (Aa) cu H și al homozigoților recesivi (aa) cu R , atunci:

$$N = D + H + R$$

Deoarece fiecare individ homozigot cu genotipul AA are două alele A , iar fiecare individ heterozigot cu genotipul Aa are cîte o alelă A , numărul total de gene dominante în populație va fi egal cu $D + \frac{1}{2}H$.

Pentru stabilirea frecvenței genei dominante (A) în populație (notată cu p) se folosește formula:

$$p = \frac{2D + H}{2N} \text{ sau } \frac{D + \frac{1}{2}H}{N}$$

Numărul total de gene recesive (a) se calculează după același procedeu și anume: $R + \frac{1}{2}H$, iar frecvența genelor recesive (a) în populație (notată cu q) se stabilește pe baza formulei:

$$q = \frac{2R + H}{2N} \text{ sau } \frac{R + \frac{1}{2}H}{N}$$

(p este raportul numărului de gene A din numărul total de gene ($2N$), iar q este raportul numărului de gene a din numărul total).

Suma frecvențelor tuturor alelelor la un singur locus este egală cu 100 sau cu unitatea :

$$p + q = 1$$

Cînd genele alele A și a au aceeași frecvență, atunci frecvența fiecăreia este de 50% sau 0,5. Dacă frecvența alelei A este de 30%, frecvența alelei a va fi de 70%, respectiv $0,3 + 0,7 = 1$.

Redăm un exemplu de calcul al frecvenței genelor A și a cînd $N = 60$, $D = 24$, $H = 24$, $R = 12$.

$$\text{Frecvența genei } A = p = \frac{24 + 12}{60} = 0,6$$

$$\text{Frecvența genei } a = q = \frac{12 + 12}{60} = 0,4$$

$$p + q = 1,0$$

Cînd gena se găsește pe cromozomii sexului. În acest caz, numărul genotipurilor posibile ale perechii de alele Aa este mai mare decît atunci cînd se găsește pe autozomi, deoarece aici există o diferență între sexul homogametic și cel heterogametic, în ceea ce privește numărul cromozomilor sexului. Dacă organismele femele au cromozomii XX și cele masculine XY , pot să apară, pentru aceeași pereche de alele A și a înlănțuite cu sexul, cinci genotipuri: trei la femele (AA , Aa , aa) și două la masculi (A și a). Dacă notăm frecvența p pentru A și q pentru a , valorile echilibrului genic la femele vor fi aceleași ca și la o genă autozomală, adică: p^2AA , $2pqAa$ și q^2aa . La masculi, care sînt hemizigoți, frecvența genei se exprimă direct, genotipurile pA și qa . Cînd apar încrucișări libere între aceste genotipuri rezultă o frecvență a genotipurilor stabilită atît pentru femele cît și pentru masculi (tabelul 7.2).

Valorile acestui echilibru se bazează pe faptul că frecvențele genelor pentru A și a (p și q) sînt identice la ambele sexe. De exemplu, dacă într-o populație există următoarele proporții: 0,2 A : 0,8 a la masculi și 0,2 AA : 0,6 Aa : 0,2 aa la femele, frecvența lui A este de 0,2 la masculi și de 0,5 la femele. Un echilibru privind frecvența celor cinci genotipuri se realizează într-un timp îndelungat. Într-o populație cu număr egal de masculi și femele, $1/3$ din frecvența la masculi și $2/3$ la femele, adică $p = 1/3 (p_{\text{masculi}}) + 2/3 (p_{\text{femele}}) = (p_{\text{masculi}} + 2p_{\text{femele}})/3$. În exemplul dat, frecvența lui $A = 0,2 + 2(0,5)/3 = 1,2/3 = 0,4$, iar frecvența lui a este $= 0,6$. Conform calculului făcut, valorile echilibrului așteptat cu $p = 0,4$ și $q = 0,6$

Tabelul 7.2.

Frecvența combinațiilor încrucișărilor randomizate și frecvența urmașilor lor pentru o genă înlănțuită cu sexul la care alela A are frecvența p și alela a are frecvența q

Mame:

$p^2 AA$ $2pq Aa$ $q^2 aa$

p^3 $2p^2q$ pq^2

pA

Tați: qa

p^2q $2pq^2$ q^3

Combi-na-țiile		Urmași			
		Femele		Masculi	
Tipul	Frecvența	AA	Aa	aa	A
AA × A	p^3	p^3	p^2q	pq^2	p^3
Aa × A	$2p^2q$	p^2q	p^2q	pq^2	p^2q
aa × A	pq^2	pq^2	pq^2	pq^2	pq^2
AA × a	p^2q	p^2q	p^2q	pq^2	p^2q
Aa × a	$2pq^2$	pq^2	pq^2	pq^2	pq^2
aa × a	q^3	q^3	q^3	q^3	q^3
		$p^3 + p^2q$ $= p^2(p + q)$ $= p^2(1) = p^2$	$2p^2q + 2pq^2$ $= 2pq(p + q)$ $= 2pq(1) = 2pq$	$pq^2 + q^3$ $= q^2(p + q)$ $= q^2(1) = q^2$	$p^3 + 2p^2q + pq^2$ $= p(p^2 + 2pq + q^2)$ $= p(1) = p$
					$p^2q + 2pq^2 + q^3$ $= q(p^2 + 2pq + q^2)$ $= q(1) = q$

sînt de $0,4 A : 6 a$, la masculi, și de $0,16 AA : 0,48 Aa : 0,36 aa$, la femele.

În contrast cu o genă autozomală, în cazul amintit nu se poate realiza un echilibru într-o generație, ci în mai multe, deoarece masculii moștenesc cromozomul X numai de la mamele lor, iar frecvența genelor înlănțuite cu cromozomul respectiv este aceeași cu frecvența maternală. De aceea, într-o populație cu o frecvență maternală a lui A egală cu $0,5$ se vor produce urmași masculi cu aceeași frecvență a lui A . Fetele însă moștenesc un cromozom X de la mamă și unul de la tată, așa că frecvența genelor înlănțuite va fi în medie egală cu a părinților. Dacă în populație, femelele au frecvența lui $A = 0,5$, iar la masculi este frecvența lui $A = 0,2$, fiicele vor avea o frecvență a lui $A = (0,2 + 0,5)/2 = 0,35$, în timp ce la fii $A = 0,5$, adică frecvența mamelor lor. Astfel că în urma încrucișării randomizate din F_1 , valoarea de echilibru a lui A de $0,4$ nu va fi atinsă.

7.1.5. IMPORTANȚA TEORETICĂ ȘI PRACTICĂ A SEX-LINKAJULUI

Pe baza fenomenului de ereditate înlănțuită cu sexul s-a putut pune în evidență existența probabilă a unor cromozomi ai sexului morfologic neidentificabili la unele specii de pești, amfibieni, lepidoptere și mamifere. Totodată s-au putut depista genele situate în cromozomii sexului, ceea ce în cercetările de genetică teoretică a permis apoi alcătuirea sau completarea hărților cromozomale ale unor organisme care prezintă interes științific și practic.

Cunoașterea unor caracteristici înlănțuite cu cromozomii sexului prezintă o importanță deosebită în creșterea animalelor. De pildă, dacă la unele animale domestice se cunosc unele gene plasate pe cromozomii sexului care determină anumite boli ereditare, pe baza modului specific de transmitere a unor astfel de gene, se poate limita răspîndirea lor într-o anumită populație, prin înlăturarea de la reproducere a femelelor purtătoare a unor astfel de gene.

În creșterea industrială a păsărilor, fenomenul de înlănțuire cu sexul și-a găsit în ultimul timp o largă aplicare practică. Funcție de scopul crescătoriei, este necesară o sortare cît mai timpurie a puilor după sex. Dacă scopul crescătoriei este producția de ouă, atunci se păstrează numai puii de sex femel, în timp ce masculii se dau în consum, păstrîndu-se numai cîteva exemplare necesare reproducerii. Cînd se urmărește producția de carne, se procedează invers, reținîndu-se indivizii de sex mascul, care supuși unui regim

special de hrană dau o cantitate de carne per individ mai mare decât puicutele.

Pentru exemplificare prezentăm un caz citat frecvent în literatura de specialitate. În scopul obținerii unor metiși cu o producție mare de ouă, se încrucișează găini din rasa Plymouth, care au penaj porumbac, cu cocoși din rasa Rhode Island cu penaj roșu. Culoarea porumbacă este determinată de o genă B înlăntuită cu sexul și semidominantă. Cocoșii din rasa Plymouth au un penaj mai deschis decât al găinilor, pentru că poartă gena B în stare homozigotă, adică $Z^B Z^B$, în timp ce găinile în stare hemizigotă ($Z^B W$) sînt de o culoare mai închisă. Masculii heterozigoți ($Z^B Z^b$) au un penaj identic cu al găinilor. Din încrucișarea celor două rase rezultă în prima generație: masculi porumbaci și femele neporumbace. Cele două sexe se pot identifica imediat ce au ieșit din incubator și anume: indivizii de sex mascul (porumbaci) au o pată albă pe cap, iar cei de sex femel sînt complet colorați. Din încrucișarea inversă — cocoș Plymouth $\times$ găină Rhode Island — produșii obținuți se pot sexa timpuriu pentru că toți au penaj porumbac.

Aplicarea fenomenului de sex-linkage pentru sexarea puilor se mai aplică și la alte rase de găini crescute în regim industrial.

7.2. EREDITATEA CARACTERELOR ȘI INSUȘIRILOR INFLUENȚATE SAU CONTROLATE DE SEX (SEX-INFLUENCED SAU SEX-CONTROLLED)

Prin ereditate influențată de sex se înțelege acel fenomen care face ca organismul cu aceleași gene să manifeste fenotipuri diferite în funcție de sex. Cazul cel mai cunoscut de ereditate influențată de sex este *inversia dominantei* unor caractere determinate de gene autozomale. De exemplu, cînd s-a încrucișat o oaie din rasa Dorset, la care ambele sexe au coarne (CC), cu un berbec din rasa Suffulk (cc), la care ambele sexe sînt fără coarne, în F_1 au apărut masculi cu coarne și femele fără coarne, cu toate că ambele sexe au genele Cc . Aceleași rezultate se obțin și cînd se face încrucișarea inversă.

Încrucișînd între ei heterozigoții din F_1 s-au obținut în F_2 : masculi — $3/4$ cu coarne (Cc) și $1/4$ fără coarne (cc); femele — $1/4$ cu coarne (CC) și $3/4$ fără coarne ($2/4 Cc$ și $1/4 cc$). Atît în F_1 cît și în F_2 prezența coarnelor (Cc) se manifestă dominant la masculi și recesiv la femele (fig. 7.6). Deoarece heterozigoții Cc au masculi cu coarne și femele fără coarne, înseamnă că dominanța alelei C este influențată de sex. Explicarea fenomenului rezidă în acțiunea hormonilor sexuali. Masculii castrați la naștere nu dezvoltă coarne.

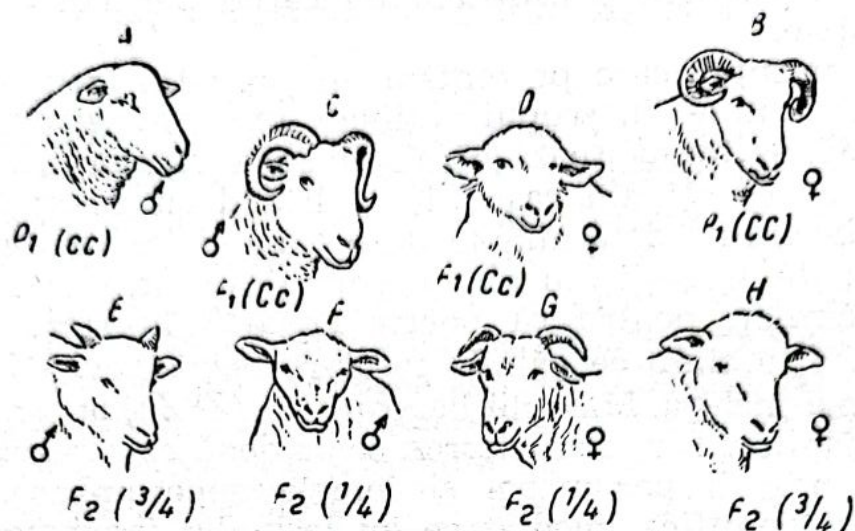


Fig. 7.8. Rezultatele încrucișării între rasele de oi *Dorset* ♀ și *Suffolk* ♂, privind ereditatea coarnelor influențată de sex.

Un alt caz de influență a sexului asupra stării dominante sau recesive a unei gene s-a remarcat la rasa engleză de vite bălțate *Ayrshire*. În rasa amintită, există atât indivizi cu pete roșii pe alb, cât și indivizi cu acaju pe alb. Acest aspect este cauzat de o genă. Culoarea acaju pe alb se datorește unei gene care la masculi apare ca dominantă, iar la femele ca recesivă. Indivizii homozigoți cu gena *MM* au colorația acaju pe alb, indiferent de sex, iar cele cu gena *mm* au roșu pe alb, indiferent de sex. Indivizii heterozigoți *Mm* au colorația acaju pe alb, în timp ce femelele heterozigote au roșu pe alb.

Fenomenul de sex-influență s-a remarcat și la fluturele *Colias philodice*. La această specie, toți masculii sînt de culoare galbenă, în timp ce printre femelele galbene apar și unele femele de culoare albă. Culoarea albă a acelor femele este determinată de gena dominantă *W*, în timp ce culoarea galbenă este cauzată de gena recesivă *w*. Din acest caz s-a dedus că femelele albe pot fi homozigote pentru gena dominantă *WW* sau heterozigote, *Ww*, în timp ce femelele de culoare galbenă sînt numai homozigote recesive cu gena *ww*. La masculii care au, de asemenea, genele *WW*, *Ww* și *ww*, gena dominantă *W* se exprimă ca recesivă. Se pare că, în acest caz, hormonii sexuali femeli determină manifestarea culorii albe a aripilor la unii indivizi.

Unele caracteristici ereditare la om cum sînt buza de iepure, bilbiiala, chelia, guta (acumularea de acid uric în țesuturi) ș.a. sînt controlate de sex deoarece apar cu o frecvență mai mare la masculi decît la femele.

7.3. EREDITATEA CARACTERELOR LIMITATE DE SEX (SEX-LIMITED)

Sexele se deosebesc și prin diferențieri morfologice ce există între ele, prin cunoscutul dimorfism sexual. Cu toate că ambele sexe au aceeași bază ereditară (aceleași gene), manifestarea fenotipică este în funcție de sex, adică limitată de sex. De pildă, producția de lapte la vaci, ca și producția de ouă la păsări se manifestă numai la indivizii de sex femel, cu toate că genele producției de lapte sau de ouă se găsesc și la masculi, adică pot fi transmise de ambele sexe. Dovadă este faptul că taurii proveniți de la o vacă cu producție mare de lapte, când sînt folosiți ca reproducători, dau vițele cu o producție de lapte, de asemenea, bună, caracter transmis de sexul mascul, la care caracterul respectiv nu se manifestă fenotipic.

Genele care determină astfel de caractere limitate de sex se pot găsi în cromozomii sexului ca și în autozomi și se transmit în mod normal atît prin femele cît și prin masculi. Transmiterea ereditară a caracterelor și însușirilor limitate de sex la masculi este cauzată și de prezența unor gene situate numai pe cromozomul Y. Cunoscind că masculul transmite cromozomul Y numai la fii, genele care se găsesc pe acest cromozom se vor manifesta numai la masculi. Acest tip de transmitere numai pe linie bărbătească se numește *ereditate holandrică*. De exemplu, la peștele de acvariu *Lebistes reticulatus*, la care determinarea sexului este de tip *Drosophila* (masculii au XY), unele culori se transmit numai la indivizii de sex mascul. Această limitare de sex se explică prin existența unor gene care sînt plasate uneori pe cromozomul Y. Cînd genele ce asigură culoarea se găsesc numai pe cromozomul X al masculului, culoarea respectivă nu se manifestă la femelele din F_1 , ci numai la 50% din numărul masculilor F_2 .

Pornind de la importanța practică a eredității holandrice, s-a reușit să se inducă acest fenomen la viermele de mătase. Cunoscind că larvele ce vor produce fluturi de sex mascul produc gogoși mai mari și respectiv mătase mai multă decît larvele ce produc fluturi femeli, s-a pus problema dacă ar fi posibil să se crească numai larve care să producă masculi. Aceasta ar fi posibil numai dacă s-ar putea separa oule pe sexe. Pornind de la această idee, s-au efectuat experiențe multiple pînă cînd s-a reușit ca prin iradiere să se atașeze cromozomului W al femelei un segment de la un alt cromozom, segment ce poartă o genă ce determină culoarea neagră a oului. Deoarece femelele la fluturi sînt heterogametice, cu formula ZW, iar masculii homogametici cu ZZ, din oule de culoare neagră (cu ZW), care conțin segmentul adăugat, vor rezulta femele, iar

din cele albe (cu ZZ) vor rezulta masculi. Separarea celor două categorii de ouă după culoare (respectiv după sex) se poate face foarte ușor cu ajutorul unui aparat prevăzut cu celule fotoelectrice.

Unele caractere limitate de sex pot provoca pagube economice la unele animale domestice. Așa este *boala vacilor albe*, semnalată la rasa de vite Shorthorn, crescută pe scară largă în Anglia. S-a observat că unele vaci albe sînt sterile din cauza dezvoltării incomplete a uterului și a vaginului. Frecvența bolii este între 10—50% în cazul femelelor. Maladia afectează ereditar numai vacile, taurii de culoare albă fiind întotdeauna normali. Deci, gena care determină dezvoltarea anormală a tractului genital la unele femele este asociată cu gena care produce culoarea albă a corpului, fenomen limitat numai la sexul femel.

Un alt caracter ereditar patologic limitat de sex, care se manifestă numai la sexul mascul, este *hernia inghinală a porcilor*. Anomalia constă în trecerea intestinului prin canalul inghinal, în scrot. La naștere, purceii sînt normali. Anomalia se manifestă după aceea pînă la vîrsta de o lună.

Unele gene, care condiționează culoarea la plantele de *Platypoecilus maculatus*, s-au dovedit, de asemenea, a fi, în manifestarea lor, limitate de sex. În acest sens sînt interesante cercetările întreprinse de A. C. Fraser și M. Gordon (1929) (citați după C. R. Burnham, 1962), care au observat la specia menționată că unele caractere înlănțuite cu cromozomul Y, printr-un crossingover între cromozomul Y și X, au devenit înlănțuite cu cromozomul X. Cele două caractere studiate au fost sub forma lor dominantă și anume culoarea roșie notată cu *R* și pestriță notată cu *Sp* (corespunzător la ne-roșu = *r* și ne-pestriță = *sp*) numită aurie. Formele femele heterozigote, care purtau genele *R* și *Sp* pe cromozomul X și genele *r* și *sp* pe cromozomul Y, au fost beccrosate cu masculi aurii (cu *r* și *sp*) și s-au obținut cele schițate mai jos:

$$\begin{array}{c}
 \begin{array}{c} R \\ | \\ Sp \\ | \\ XY \\ \text{♀} \end{array} \times \begin{array}{c} r \\ | \\ sp \\ | \\ XX \\ \text{♂} \end{array} = \begin{array}{c} r \\ | \\ sp \\ | \\ XY \\ \text{♀} \end{array} + \begin{array}{c} R \\ | \\ Sp \\ | \\ XX \\ \text{♂} \end{array} + \begin{array}{c} r \\ | \\ R \\ | \\ XY \\ \text{♀} \end{array}
 \end{array}$$

Roșu-pestriț F₁ × Auriu = 43 auriu + 41 roșu-pestriț + 1 roșu-pestriț (excepție)

Cînd forma excepție — roșu-pestriț, luată ca mamă a fost încrucișată cu o formă masculă aurie au rezultat: 15 femele roșu-pătat, 15 masculi aurii și alți masculi roșu-pătat în mod excepțional. Urmașii de excepție de la femele originale roșu-pătat se pot explica numai dacă genele *R* și *Sp*, prin crossingover, au trecut de la cromozomul *X* la cromozomul *Y*. Indivizii de sex mascul din rasa pătată, ce apar din nou în mod excepțional, se pot explica presupunînd apariția unui crossingover a genei *R* și *Sp* de la cromozomul *Y* înapoi la cromozomul *X*.

Un alt exemplu de sex-limited este cel privind modul de moștenire a penajului la unele rase de păsări. În general, penajul la păsările domestice este un criteriu de deosebire a sexelor între ele. La rasa de păsări Sebright bantams, cocoșii au un penaj identic ca formă, culoare și structură cu cel al găinilor, adică sînt de „tip găină“, cu toate că din punct de vedere hormonal sînt masculi veritabili. Cînd masculii cu penaj de „tip găină“ au fost castrați ei au căpătat aspectul unor cocoși normali. Penajul de „tip găină“ este determinat de o genă dominantă autozomală notată cu *H*, care se manifestă numai la sexul mascul. Așadar, caracterul penaj de „tip găină“ este, în acest caz, limitat la un singur sex.

CAPITOLUL VIII

CROMATINA SEXUALĂ

8.1. INTRODUCERE

În anul 1910, *R. Cajal*, în *Tratat de histologie a sistemului nervos al omului și vertebratelor*, menționează existența unor formațiuni de cromatină condensată în nucleii celulelor nervoase de la câine, pisică și om, fără a stabili rolul biologic al acestora.

Peste 15 ani (în 1925), *E. B. Wilson*, pentru a descrie partea ipotetică a cromozomilor sexuali care acționează ca diferențiator sexual în dezvoltare, denumeste formațiunile de cromatină observată de *R. Cajal* „cromatină sexuală“.

În anul 1937, *Geitler* a observat în celulele insectei *Degeris lateralis*, iar *R. D. Smith*, în anul 1944, în celulele larvei heterogametice *Archips*, cromocentrii interfazei la femele (adică cromatina sexuală), care au fost utilizați în diagnosticarea sexului.

În anul 1949, *M. L. Barr* și *E. Bertram*, studiind neuronii motori la pisică, au remarcat în nucleii interfazici mase clare de cromatină care se observau numai la indivizii femeli. Deoarece masa de cromatină intens colorată (Feulgen pozitivă, heterocromatică, ca și heteropicnotică) se găsea frecvent alipită de partea internă a membranei nucleului sau de nucleol a fost numită inițial „satelit nucleolar“. După aceea, *J. B. Graham* și *M. L. Barr* au numit acest corpuscul *cromatină sexuală* sau *corpusul Barr*.

În ultimii ani, cercetători din diferite țări, și în primul rând cei canadieni din școala lui *Barr*, au abordat studiul dimorfismului sexual în nucleii diferitelor țesuturi, punând în evidență cromatina sexuală nu numai la pisică și la alte mamifere (peste 35 de specii), inclusiv la om, ci și la păsări, reptile, amfibii, moluște, insecte și chiar la plante. Cromatina sexuală a fost pusă în evidență în diferite organe și țesuturi. La majoritatea animalelor, cu excepția păsărilor și a rozătoarelor, ea se observă bine în țesutul nervos. La

șobolan a fost identificată numai în ficat și pancreas, pe cînd la pisică nu se observă cromatina sexuală în aceste organe.

Cele mai multe cercetări s-au efectuat cu precădere la om, deoarece identificarea sexului nuclear prin prezența sau absența cromatinei sexuale are o mare aplicație clinică în probleme de diferențiere sexuală a embrionului, de diagnosticare antinatală a sexului, de determinare a unor malformații congenitale, în probleme de grefe cutanate sau corneene, de medicină legală ș.a.

Studiile efectuate pînă în prezent au permis totodată să se cunoască și principalele caracteristici ale cromatinei sexuale, originea și rolul ei în identificarea sexului.

8.2. CARACTERISTICILE GENERALE ALE CROMATINEI SEXUALE

8.2.1. ASPECTUL ȘI LOCALIZAREA GRANULELOR DE CROMATINĂ SEXUALĂ

În general, cromatina sexuală apare sub forma unui corpuscul intens colorat plan-convex, cu suprafața sa turtită adiacentă la partea interioară a membranei nucleare. Uneori, apare ca o îngroșare aparentă a membranei nucleare sau de formă triunghiulară cu un vîrf îndreptat spre interior, concavă (la celulele musculare netede), diplococoidă rotundă, în formă de clopot sau de semilună.

În interiorul nucleului, cromatina sexuală poate ocupa trei poziții diferite, în dependență de țesutul respectiv, de starea funcțională a celulei și stadiul ontogenetic. În general, cromatina sexuală este fixată de partea interioară a membranei nucleare. Ea mai poate fi localizată în poziție adiacentă nucleolului (în celulele nervoase și cele hepatice) și în nucleoplasmă, ceea ce poate crea confuzii cu alți cromocetri nespecifici (autozomali). *H. P. Klinger* (1960), cercetînd amniosul, constată că poziția pe care o ocupă cromatina sexuală în interiorul nucleului poate fi diferită: la periferia nucleului (61,8%), în vecinătatea nucleolului (23,2%) și aparent liberă în nucleoplasmă (9,2%).

La om, cromatina sexuală poate fi pusă în evidență în aproape toate celulele corpului. Mai ușor de identificat este în celulele cartilaginease, în celulele musculare netede, în celulele spinoase din epidermă, în celulele epiteliului mucoasei bucale și în celulele epiteliului mucoasei vaginale, celule care prezintă nucleu veziculos cu granule fine de cromatină. Cromatina sexuală a fost pusă în evidență și în culturi de celule.

8.2.2. MĂRIMEA GRANULELOR DE CROMATINĂ SEXUALĂ

Majoritatea cercetătorilor apreciază că mărimea granulelor de cromatină sexuală este aproximativ aceeași la toate animalele și la om, și anume de circa 1 micron. La om variază între 0,5 și 1,2 microni. Diametrul granulelor este mai mare în celulele epidermice, ale medulosuprarenalei și în celulele cartilaginoase și mai mici în epiteliul duodenal, în celulele musculare, în nodulii splenici și limfatici. Variațiile dimensionale de la o specie la alta, de la o celulă la alta sînt neglijabile. Ele se datoresc uneori momentului în care se face măsurarea. De pildă, granulele de cromatină sexuală, măsurate după replicarea ADN în interfaza celulară, au dimensiuni mai mari decît înainte (S. Ohno și colab., 1959).

U. Mittwoch (1967), măsurînd dimensiunile nucleilor din culturile de fibroblaști, găsește că nucleii care conțin un corpuscul de cromatină sexuală sînt cu 60% mai mici decît nucleii fără cromatină sexuală. Cauza ar fi condensarea cromozomilor X pentru a forma o cromatină sexuală sau că granulele de cromatină sexuală dispar într-un anumit stadiu din timpul sintezei ADN, atunci cînd nucleul are dimensiuni maxime.

8.2.3. FRECVENȚA CROMATINEI SEXUALE

Dacă prezența cromatinei sexuale este corelată cu sexul femeii ar trebui, din punct de vedere teoretic, ca frecvența celulelor cu cromatină sexuală la femelele normale să fie de 100%. În realitate există variații foarte mari în dependență de vîrstă, de tipul celulei și de localizarea țesutului, de unele stări fiziologice sau patologice, de calitatea preparatelor microscopice etc. Toate acestea determină, la om, o medie de numai 55% (după J. R. Platt) și de 74% (după S. Ohno) celule cu cromatină sexuală. Scăderea procentului de celule cu cromatină sexuală este mai accentuată în țesuturile cu un înalt grad de diviziune celulară, deoarece, la aceste celule, cromatina sexuală migrează de la periferia nucleului în carioplasmă unde devine mai greu de identificat. Țesuturile relativ stabile, cum este țesutul nervos, prezintă procentul cel mai mare de celule cu cromatină sexuală. Faptul că nu se observă cromatina sexuală în toți nucleii interfazici celulari ai organismului femeii se poate explica prin reproducerea asincronă a cromozomilor din diferite celule sau prin aceea că, în celulele fără cromatină sexuală, cromozomul X se

găsește pentru scurt timp în stare izoplenotică, chiar în momentul când are loc reproducerea lui.

Cromatina sexuală s-a pus în evidență și în celulele țesuturilor la masculi, pînă la 5—10%. Acești corpusculi pot fi niște cromocentri de autozomi sau datorită reproducerii asincrone a cromozomilor sexuali. Prezența cromatinei sexuale în unele celule la masculi este o rezultată a heterocromatizării cromozomului X, legată de întîrzierea reduplicării lui, din cauza unor particularități ale acestor celule.

8.2.4. NUMĂRUL GRANULELOR DE CROMATINĂ SEXUALĂ

Într-o celulă umană normală diploidă de la femelă cu 44A+XX, în celula somatică, cromatina sexuală este reprezentată numai de o singură granulă. Prezența mai multor granule de cromatină sexuală într-o celulă denotă o polisomie a cromozomului X sau o poliploidie. G. Hardin (1961) a stabilit o formulă cu ajutorul căreia se poate corela numărul de granule de cromatină sexuală cu numărul cromozomilor X și gradul de poliploidie: $B = X - \frac{P}{2}$; în care B = numărul de granule de cromatină sexuală, X = numărul de cromozomi X, iar P = gradul de poliploidie al nucleului. Pe baza mai multor cercetări efectuate pe diverse tipuri de animale și celule s-a ajuns la concluzia că numărul de granule de cromatină sexuală este egal cu suma cromozomilor X, minus 1. H. P. Klinger și H. G. Schwarzscher (1960) au confirmat prin histofotometrie legătura dintre gradul de ploidie și numărul granulelor de cromatină sexuală.

8.2.5. STRUCTURA CROMATINEI SEXUALE

Pe bază de cercetări de histochimie, histofotometrie și de autoradiografie s-a stabilit că structura cromatinei sexuale este identică cu a cromozomilor, adică conține acizi nucleici și proteine simple. Colorația Feulgen și Brachet ca și extracția cu ribo- și dezoxiribonuclează au evidențiat prezența ADN și ARN, iar colorația cu carbonat de argint (Quadrillero) a dovedit componența histică a cromatinei sexuale. Autoradiografia cu timidină, acid fosforic sau cu proteine marcate a permis estimări calitative și cantitative privind conținutul în acizi nucleici și proteine a cromatinei sexuale în stări normale și patologice.

8.3. CARACTERISTICILE PARTICULARE ALE CROMATINEI SEXUALE DIN LEUCOCITELE SANGUINE

8.3.1. APENDICELE NUCLEAR SEXUAL

Dimorfismul sexual a fost demonstrat de W. M. Davidson și R. D. Smith (1954) și la nivelul leucocitelor polinucleare din sânge. Pe baza unei tehnici simple, comună practicii hematologice curente, ei au pus în evidență, la nivelul nucleilor, existența unor excrescențe cromatice, extrase din nucleu, numite *apendice nuclear*. Acești apendici nucleari au o formă sferică sau ovoidă, sînt denși și hiper-cromatici, cu marginile bine conturate, pediculați sau sesili, sînt Feulgen-pozitivi și au aceeași semnificație ca și cromatina sexuală. Apendicii nucleari nu se găsesc la masculi, de aceea se consideră că ei reprezintă unul din cei doi cromozomi X ai femeiei. Apendicii nucleari sînt, prin urmare, echivalenți cu cromatina sexuală.

8.3.2. TIPURI DE APENDICI NUCLEARI

Pe baza studiilor efectuate de W. M. Davidson și R. D. Smith (1954), apoi de Kosenow și Scupin, Wiedemann, Romatowsky, Tolkasdorf ș.a., apendicii nucleari au fost clasati în cinci categorii:

1) *Apendici pediculați* (drumsticks) sau de tip A au formă granulară, intens colorați, rotunzi sau ușor ovali, cu diametrul de 1,5 microni, bine delimitați și legați de nucleu printr-un filament (peduncul) tot cromatic. Unii cercetători îi aseamănă cu un „bețișor de tobosar“, cu o „picătură de apă“ sau cu o „măciucă“.

2) *Apendici sesili*, numiți de W. M. Davidson și R. D. Smith „togs“, iar de Kosenow și Scupin apendici de tip B. Sînt foarte asemănători cu apendicii de tip A, cu deosebire că nu posedă acel „picioruș“ sau „punte cromatică“ de legătură cu nucleul. În acest caz, granulele vin în contact nemijlocit cu nucleul printr-o bază lată sau printr-un vîrf.

3) *Apendici măciucați*, numiți „small-clubs“ sau apendici de tip C, sînt pediculați sau sesili, sub un micron, ca mărime, și se termină printr-o formațiune în formă de măciucă plină sau goală.

4) *Rachete* sau apendici de tip D sînt pediculați, de dimensiunea apendicilor de tip A, însă goi în interior.

5) *Lobii mici* sînt granule legate de nucleu prin două filamente, mai puțin cromatice și măsoară 1—2 microni.

Se apreciază că din cele cinci categorii de apendici nucleari enumerați, cei mai caracteristici și mai semnificativi pentru sexul nuclear femel sînt cei de tip A și mai puțin cei de tip B. Pentru sexul mascul, unii cercetători consideră specifică prezența apendicilor nucleari de tip C.

8.3.3. IMPORTANȚA APENDICILOR NUCLEARI

Așa cum s-a menționat, prezența apendicilor nucleari, ca și a cromatinei sexuale în nucleul unor celule, permite diagnosticarea sexului la nivel nuclear. Rezultatele obținute de unii cercetători în stabilirea sexului la animale de laborator (cîine, șoarece, șobolan, cobai, hamster și iepure) par să arate că, la unele animale (șoarece, șobolan, cobai și hamster), procentul celulelor cu diferite tipuri de apendici nucleari este fie nesemnificativ pentru cele două sexe, fie greu de stabilit. C. Popovici și colab. (1964) arată că, la cîine și la iepure, aspectele dimorfismului nuclear se pot caracteriza foarte bine sub raportul apendicilor nucleari din leucocitele polimorfonucleare din sînge.

Frecvența apendicilor nucleari (a celor de „sex femel”), în special a celor de tip A, variază în dependență de cercetător și de metoda de cercetare. De pildă, W. M. Davidson și R. D. Smith au găsit 6 apendici la 227 de leucocite cercetate, Kosenov și Scupin, 10 la 500 de leucocite, iar R. W. Briggs și Kufermann (1956) au găsit variații foarte largi, de la 6 la 150, pînă la 6 la 350—500 de leucocite. Cei mai mulți cercetători indică valori medii în jur de 2—3% apendici nucleari, suficienți pentru diagnosticarea sexului nuclear femel, față de 74% a corpusculilor de cromatină sexuală.

Frecvența apendicelui nuclear în leucocite este influențată de vîrsta organismului și de unele stări fiziologice și patologice. De exemplu, la nou-născuți și în special la prematuri frecvența este mai mare în timp ce la femeile în vîrstă se găsesc mai puțini apendici nucleari. Frecvența apendicilor nucleari poate fi modificată de unii hormoni (insulina), de unele citostatice, antibiotice, de razele ionizante. În afară de acești factori enumerați, care au un efect trecător, sînt factorii genetici.

Pentru practica medicală, studiul apendicelui nuclear sexual are o importanță dublă: acești apendici se pot pune ușor în evidență și apoi pot fi observați și în leucocitele alterate, ceea ce le conferă o largă aplicabilitate în medicina legală, pentru că, pe baza petelor de sînge, se poate determina sexul.

8.4. ORIGINEA ȘI NATURA CROMATINEI SEXUALE

Originea și natura cromatinei sexuale a constituit obiectul unei lungi dispute. Inițial, unii cercetători considerau că existența cromatinei sexuale este legată de starea heteropicnotică a doi cromozomi X care se găsesc în celulele femelelor de mamifere (*M. L. Barr* și colab., 1950, 1954, ș.a.).

Faptul că în celulele poliploide ale masculilor, unde numărul cromozomilor X este în mai multe exemplare, nu s-a pus în evidență cromatina sexuală, a fost un argument potrivit acestei prime ipoteze.

În anul 1959, *S. Ohno* și colab., după ce au studiat aspectul microscopic al cromozomilor X de la unele mamifere, au constatat că în nucleul mascul (cu XY), cromozomul X este similar cu autozomii, adică este eucromatic, izopicnotic și se replică asemănător lor. În nucleul femel (cu XX), cei doi cromozomi X se comportă diferit: unul ca și autozomii, respectiv asemănător cromozomului X din celulele masculine, iar celălalt se comportă ca și când ar fi format în întregime din heterocromatină, se condensează pentru a forma în interfază un cromocentru, cunoscut sub denumirea de cromatină sexuală.

Studiul nucleilor profazici din celulele de ficat de șobolancă, în perioada de regenerare, confirmă originea cromatinei sexuale într-un singur cromozom X.

Descoperirea cromatinei sexuale în celulele femele de pasăre și în cele ale viermelui de mătase, adică în celulele indivizilor de sex heterogametic, a pus bazele unei noi ipoteze și anume că cromatina sexuală este formată de un cromozom X și anume de cel provenit de la sexul mascul (*S. Ohno* și colab., 1960).

Cercetările efectuate de *M. F. Lyon* (1966) arată că într-o celulă somatică diploidă cu doi cromozomi X, fiecare cromozom X, matern sau patern, are aceeași șansă de a deveni cromatină sexuală, deoarece inactivarea unui cromozom X ar fi pur întâmplătoare. Un control experimental al acestei ipoteze a făcut *Bentler* și colab. în 1962. Ei au stabilit că fermenții determinați de cromozomul X la mascul sînt în aceeași cantitate și în celulele femele unde sînt doi cromozomi X. Aceasta dovedește că din cei doi cromozomi X de la femele numai unul funcționează, celălalt este inactivat și formează cromatina sexuală.

S. Muldal și colab. (1963) și *M. F. Lyon* (1966) au arătat că la om, în caz de polisomie, fiecare cromozom X supranumerar este inactivat, astfel că și cromatina sexuală în polisomiile X va reflecta,

prin numărul său, cromozomii X supranumerari. De exemplu, la femele:

Cromozomi sexuali	Fenotipul	Nr. cromatină sexuală
X0 (monosomic)	— sindromul Turner	0
XX (disomic)	— normal	1
XXX (trisomic)	— superfemele cu deficiențe mintale	2
XXXX (tetrasomic)	— idem	3

Cromozomii X condensați sînt inerti din punct de vedere genic, deoarece heterocromatizarea înseamnă inactivarea funcțională a genelor pe care le au. Ei au totuși o funcție foarte importantă de-a lungul interfazei și anume de participare la organizarea nucleolului. Acest fapt este dovedit de atașarea cromatinei sexuale de nucleol în celulele nervoase și în 30% din celelalte celule somatice studiate.

Alte cercetări, referindu-se la mecanismul intim al inactivării cromozomilor X heteropicnotici, supranumerari și anormali, au dus la alte ipoteze, mult controversate. S. Ohno și colab., studiind indivizi cu constituția cromozomală XO, XXY, XXX și XXXY, presupun că autozomii exercită un control asupra comportamentului individual al cromozomilor X, asigurînd în felul acesta un raport între autozomi și cromozomii sexuali ca și în celulele somatice ale indivizilor masculi.

Indivizii cu mai mult de doi cromozomi X sînt viabili, deoarece cromozomii X supranumerari sînt inactivați în multe țesuturi. Prezența lor însă duce adesea de la malformații fizice, pînă la deficiențe mintale. Controlul autozomilor asupra cromozomilor sexuali pare să se efectueze numai în perioada embrionară. Faptul că la celulele aneuploide canceroase hipo- sau hiperploide, cromozomii X nu s-au transformat niciodată în cromatină sexuală, pledează pentru controlul autozomal exercitat numai în perioada embrionară timpurie. Transformările ulterioare în numărul autozomilor nu au nici un efect asupra comportării cromozomilor X (S. Ohno, 1962).

8.5. CROMATINA SEXUALĂ ÎN MITOZA, MEIOZĂ ȘI ONTOGENEZA

8.5.1. COMPORTAMENTUL GRANULELOR DE CROMATINA SEXUALĂ ÎN DIVIZIUNILE MITOTICE ȘI MEIOTICE DIN SPERMATOGENEZA ȘI OVOGENEZA

Granulele de cromatină sexuală care se identifică în nucleii interfazici ai celulelor somatice ale femelelor de mamifer rămân vizibile în diviziunea mitotică pînă în profaza tîrzie sau chiar metafaza timpurie.

În timpul diviziunii meiotice din spermatocite, cromozomii X și Y apar condensați din leptonemul primei meioze pînă la sfîrșitul celei de a doua meioze. Această condensare timpurie a celor doi cromozomi sexuali (X și Y), la celulele germinale masculine, pare să excludă împerecherea între cromozomul X, determinant femel, și cromozomul Y, determinant mascul. Conjugarea cromozomilor X și Y este limitată numai la porțiunile lor terminale, ceea ce explică și lipsa crossingoverului (S. Ohno, 1963).

S-a constatat că în spermatitele de șobolan, în profaza, metafaza și anafaza mitozei, cromozomul X este izopicnotic, în timp ce cromozomul Y prezintă o heteropicnoză pozitivă. Cromozomul X devine heteropicnotic numai la începutul meiozei. Această heteropicnoză a cromozomului X se păstrează și în interfaza a II-a și rămîne pînă la sfîrșitul meiozei. Cromozomul Y rămîne heteropicnotic de-a lungul întregii meioze. În celulele diploide ale femelelor normale (cu XX), cei doi cromozomi X acționează sau se comportă opus unul celuilalt. Condensarea unui cromozom X în decursul meiozei celulelor somatice femele duce la formarea cromatinei sexuale.

Interesant este modul de reproducere a cromatinei sexuale. Prin marcarea cu timidină tritiată și prin autoradiografie în culturi de celule de măduvă osoasă s-a constatat că numai unul dintre cromozomii X se reproduce concomitent cu autozomii, chiar dacă sînt mai mulți de doi cromozomi X (în cazuri de polisomie și poliploidie). Celălalt sau ceilalți cromozomi X inactivi rămîn spiralați heteropicnotici, se replică mai tîrziu și într-o perioadă mai scurtă decît cromozomul X activ omolog. Pentru o perioadă scurtă de timp trec în stare despiralată, pentru ca în profază să devină din nou heteropicnotici, ceea ce denotă viteza lor mare de reproducere. Acești cromozomi X, care se replică mai tîrziu, se dispun la periferia nucleului, reprezentînd o sursă de cromatină sexuală. Starea heteropicnotică a cromozomilor X se păstrează în decursul mai multor generații celulare.

Faptul că nu se observă cromatină sexuală în toți nucleii interfazici celulari ai organismului femel se poate explica, fie prin reproducerea asincronă a cromozomilor X din diferite celule, fie prin aceea că în celulele cercetate cromozomul X se găsește în momentul reproducerii, când pentru scurt timp este în stare izopicnotică.

8.5.2. APARIȚIA CROMATINEI SEXUALE ÎN ONTOGENEZA

Pe baza a numeroase studii efectuate s-a stabilit că la toate animalele studiate, inclusiv la om, cromatina sexuală apare în ontogeneză cu mult înainte de formarea gonadelor, dar nu înainte de stadiul de blastulă. De exemplu, la om și la macac, s-a identificat cromatina sexuală în blastocistul de 10—12 zile din celulele trofoblastului, iar în celulele embrionului numai la 16—19 zile de dezvoltare (W. Park, 1957).

Determinarea sexului după cromatina sexuală la embrionii timpurii a fost posibilă la iepure și șobolan, începînd cu stadiul de blastulă tîrzie (la iepure după două zile de la începutul implantării blastocistului iar la șobolan în embrionii deja implantați în a 6-a zi a dezvoltării lor). La găină, cromatina sexuală poate fi văzută în a 2-a zi a stadiului de dezvoltare și în oul proaspăt, neincubat, cu toate că gonadele se formează în a 4-a zi de incubație. După structura gonadelor, sexul la găină se deosebește numai în a 5-a și a 9-a zi de incubație (H. Ishizoki și I. Kosin, 1960). Faptul că apariția cromatinei sexuale la embrioni are loc pînă la diferențierea gonadelor atestă independența ei de hormonii sexuali. Cromatina sexuală odată formată într-un blastocist se va transmite tuturor descendenților acelei celule modificate inițial.

8.6. RELAȚIILE DINTRE CARIOTIP, CROMATINA SEXUALĂ ȘI APENDICELE NUCLEAR

Cunoașterea relațiilor dintre aceste formațiuni ale unui organism, în special la om, prezintă un interes deosebit pentru patologia medicală umană. Unele aberații în structura și numărul cromozomilor sexuali pot fi deduse pe baza unor corelații ce există între formațiunile menționate. Totodată cauzele unor maladii pot fi depistate cunoscînd relațiile ce există între cariotip, cromatina sexuală și appendicele nuclear. Numărul și morfologia granulelor de cromatină sexuală și a appendicelui nuclear de la nivelul polinuclearelor

sanguine indică nu numai o constituție nucleară feminină ci și relații asupra aberațiilor structurale și numerice ale cromozomilor X. În cele ce urmează vom prezenta câteva dintre relațiile de ordin numeric și structural între cariotip, cromatina sexuală și apendicele nuclear la om.

8.6.1. RELATII DE ORDIN NUMERIC

Este cunoscut că în nucleul celular al unui organism uman normal, sexul femel are cariotipul $44A + XX$, că prezintă o singură granulă de cromatină sexuală și apendice nuclear de tip A în leucocite. Sexul mascul are cariotipul $44A + XY$, fără cromatină sexuală și apendice nuclear de tip A. Abaterile de la acest aspect normal pot duce la unele sindroame genetice, la debili mintali și psihici, delinvenți sau la persoane cu comportări antisociale. Mulți cercetători au semnalat posibilitatea depistării unor astfel de anomalii prin studiul cromatinei sexuale.

Lipsa cromatinei sexuale în unele organisme femele denotă că din cariotipul respectiv lipsește un cromozom X, adică are cariotipul $44A + XO$, ceea ce indică prezența sindromului Turner. Sînt și femei cu cariotipul normal ($44A + XX$) la care lipsește cromatina sexuală în celulele frotiului bucal, vaginal și în biopsiile cutanate. Se presupune că, în aceste cazuri, ambii cromozomi X sînt eucromatici.

Prezența unei singure granule de cromatină sexuală și a unui apendice nuclear presupune sexul femel cu cariotipul normal $44A + XX$. La unele femei cu cariotipul normal a apărut însă sindromul Turner, după cum la unele femei cu același sindrom s-a evidențiat cromatina sexuală cu toate că avea cariotipul $44A + XO$. În acest caz se presupune că unicul cromozom X este heteropictic.

Prezența unei cromatine sexuale și a apendicelui nuclear de tip A, care presupune prezența cariotipului $44A + XXY$ sau $44A + XXYY$, a fost frecvent descrisă la bărbați cu sindromul Klinefelter și la unii alienați mintal.

Apariția de nucleu cu două granule de cromatină sexuală și doi apendici nucleari de tip A presupune un cariotip cu trei cromozomi X din care doi sînt heterocromatici și inactivi genic. Ca excepție, se citează femei cu una și două cromatine sexuale, fără apendici nucleari de tip A și cu sindromul Turner.

Cariotipurile $44A + XXXY$ și $44A + XXXYY$ pot fi deduse atunci cînd la un bărbat se află, în același nucleu, două granule de

cromatină sexuală. Ca excepție se citează indivizi cu sindromul Klinefelter, cu cariotipul $XXXY$ și cu celule cu două cromatine sexuale.

Cazurile cu trei sau patru granule de cromatină sexuală sînt citate mai rar. Ele presupun existența cariotipurilor $44A + XXXX$, $44A + XXXY$, $44A + XXXYY$ și respectiv cariotipurile $44A + XXXXX$, $44A + XXXXXY$, $44A + XXXXXYY$. Toate aceste aberații cromozomale atrag după sine diferite anomalii anatomice, fiziologice, psihice și chiar moartea prematură.

8.6.2. RELAȚII DE ORDIN STRUCTURAL

Este cunoscut faptul că și cromozomii sexuali, ca și autozomii, pot suferi o gamă largă de aberații structurale: deleții, inversii, translocatii, formarea de izocromozomi X , cromozomi X în formă de inel, unele leziuni acromatice etc. cu repercusiuni mai mult sau mai puțin grave asupra sexualizării și dezvoltării organismelor afectate.

O serie de cercetători cum sînt *Bamford Sophie* și colab., 1964, 1966; *M. Fraccaro*, 1964; *J. Lindsten* și colab., 1965; *P. A. Jacobs* și colab., 1963; *P. E. Becker*, 1968 ș.a. au comunicat că unele anomalii în structura cromozomilor X pot duce la modificări de mărime și frecvență a cromatinei sexuale și a apendicilor nucleari de tip A .

În condiții normale, cromatina sexuală are în medie mărimea de 1 micron, cu abateri în plus sau minus în limita 0,7—1,2 microni. S-a depistat cromatină sexuală sub valoarea minimă normală în cazurile cînd un cromozom X (care devine inactiv) a suferit o deleție (cu pierderea unei porțiuni din cromozom), fie că are formă circulară, fie că este un izocromozom al brațelor scurte.

Harden și colab. conchid în lucrările lor că atunci cînd pierderea unei părți dintr-un cromozom X reprezintă o treime din suprafața sa, va apare întotdeauna cromatina sexuală cu dimensiuni mai mici.

Bamford Sophie și colab. (1966), studiind femeii cu amenoree primară sau secundară, au scos în evidență că apendicii nucleari de tip A din polinuclearele sanguine sînt mai mici decît la femeile sănătoase. Totodată s-a constatat că toate femeile care au fost studiate prezentau cromozomul X cu deleție.

În alte situații s-au semnalat granule de cromatină sexuală și apendici nucleari de tip A peste mărimea normală. Toate cazurile au fost corelate cu prezența unor cromozomi X mai mari sau a unor izocromozomi X pentru brațele lungi.

8.7. CROMATINA SEXUALĂ ȘI APENDICELE NUCLEAR IN NUCLEELE ANEUPLOIDE ȘI POLIPLOIDE

La persoane cu o trisomie asociată cu un complement XXY, cu o trisomie 18 asociată cu XXX sau cu o trisomie 21 asociată cu un X complementar XXX, s-a constatat o creștere a frecvenței nucleelor de cromatină sexuală.

Observațiile efectuate asupra unor celule poliploide care apar în condiții normale în unele țesuturi umane au dus la concluzia că numărul de cromatine sexuale este egal cu numărul cromozomilor X minus 1. De exemplu, în celulele cu 4X din epiteliul bronchial uman s-au găsit două cromatine sexuale, în cele cu 6X, trei cromatine sexuale, iar cele cu 2X au avut o singură cromatină sexuală (Basserman).

8.8. CROMATINA SEXUALĂ ȘI APENDICELE NUCLEAR ÎN TUMORI

M. L. Barr (1964) și K. L. Moore (1969) descriu aberații de formă și de număr la cromatina sexuală din tumori și la femeile tratate cu citostatice, antialergice, antibiotice, radiații ionizante. Taylor (1963) menționează existența cromatinei sexuale aberante la o parte din tumorile embrionare, mai ales teratoame și explică prin existența unor cromozomi ai sexului anormali sau a unor gene de tipul 44A + XO, 44A + XXY etc.

W. M. Davidson și R. D. Smith (1954) constată că în anomalia Pelger lipsește appendicele nuclear de tip A.

8.9. CONCLUZII

Pe baza datelor obținute prin studii de genetică, citogenetică, citoenzimologie, citofotometrie și autohistoradiografie s-a stabilit că cromatina sexuală reprezintă heterocromatizarea, condensarea și inactivarea unui cromozom X care se replică mai târziu decât automezomii și celălalt cromozom X din nucleul femel diploid.

Cromatina sexuală reprezintă un cromozom X, de origine maternă sau paternă, care apare în nucleii femeli numai în momentul începerii diferențierii somatice când în blastocit, cromozomul X inert, odată format, se va transmite celulei, tuturor descendenților, nemodificat.

Structura chimică a cromatinei sexuale este identică cu a cromozomului X din care provine.

Numărul formațiunilor de cromatină sexuală este egal cu numărul de cromozomi X din celulele femele minus 1.

Mărimea, structura și frecvența cromatinei sexuale sînt influențate de cariotip, de anumite aberații în structura și numărul cromozomilor X, de natura țesutului analizat, de vîrsta, sexul, starea fiziologică și de sănătatea organismului, starea metabolică a celulei, tratamentul cu antibiotice, cu hormoni, unele stresuri și de metodele de examinare și interpretare a rezultatelor obținute. Tehnicile cariologice și citologice sînt în general greu de aplicat. Testările se fac numai pe un singur țesut (sînge periferic, piele, mucoasa bucală, măduva hematogenă) sau pe un număr insuficient de țesuturi, fapte care pot cauza unele interpretări eronate.

Cu toate aceste relativități și neajunsuri, testele de punere în evidență a cromatinei sexuale și a appendicelui nuclear au o largă aplicare în practica medicală curentă. Prin folosirea acestor teste s-a ajuns la rezultate valoroase în depistarea rapidă și facilă a sexului femel în stadiile incipiente ale dezvoltării unui organism și la depistarea unor aberații de număr sau de structură a cromozomilor X. În practica medico-legală, în special în criminalistică, prin aplicarea unor astfel de teste s-a reușit să se stabilească sexul nuclear al celulelor aflate pe diferite obiecte, mucuri de țigări, a petelor de sînge etc.

CAPITOLUL IX

INCOMPATIBILITATEA SEXUALĂ*

9.1. INCOMPATIBILITATEA SEXUALĂ ȘI STERILITATEA

De la început considerăm necesar să definim aceste două fenomene, pentru a evita orice confuzie.

Prin *incompatibilitate sexuală* (sau la încrucișare) se înțelege incapacitatea unor gameți de sexe diferite de a se uni între ei în procesul fecundării. În acest caz, atât gameții femeli, cât și cei masculi, sînt normal dezvoltăți (deci fertili), însă nu se pot uni între ei din cauze de ordin morfofiziologic sau genetic.

Fenomenul de incompatibilitate a fost definit diferit. Dintre multitudinea de definiții ale incompatibilității, subscriem celei formulate de H. F. Linskens (1975): „Incompatibilitatea sexuală la plantele cu flori poate fi definită ca o incapacitate a organismelor hermafrodite de a produce zigoti, deși cei doi gameți, mascul și femel, sînt normali, putînd să fuzioneze în anumite condiții“.

Din definiția formulată rezultă că gameții incompatibili nu sînt sterili și că incompatibilitatea se distinge de sterilitatea gametică (E. R. Sears, 1937). Trebuie făcută această diferențiere clară între sterilitate și incompatibilitate, deoarece ambele fenomene sînt dirijate de mecanisme genice independente. Sînt și cazuri cînd cele două fenomene apar în paralel, ca de exemplu la *Lotus corniculatus* (J. S. Bubar, 1959).

Uneori, cele două noțiuni sînt considerate ca sinonime. Așa se explică de ce F. Brieger (1930) propune pentru incompatibilitate termenul de „parasterilitate“. Astăzi, astfel de confuzii nu se mai fac, pentru că între cele două fenomene s-au stabilit diferențe clare.

În cazul incompatibilității sexuale, gameții de sex feminin și masculin se dezvoltă normal și sînt viabili, neputîndu-se uni între ei din cauze de ordin morfofiziologic sau genic. Incompatibilitatea la

* Acest capitol a fost redactat de ing. Doru Pamfil.

plantele cu flori poate fi determinată, de pildă, de imposibilitatea polenului de a germina pe stigmatul propriu sau pe un stigmat străin, de o creștere prea lentă a tuburilor polenice în stil, de crăparea tuburilor polenice sau de moartea zigotului sau a embrionului în diferite stadii de dezvoltare.

Spre deosebire de incompatibilitate, *sterilitatea* se caracterizează prin gameți nefuncționali datorită unor deranjamente ce apar în structura sau numărul de cromozomi, de acțiunea unor gene sau de diferite influențe citoplasmice. Sterilitatea se manifestă prin avorturi, modificări majore în structura unor stamine și pistile, prin frînarea dezvoltării polenului etc. (W. Williams, 1964).

9.2. DESCOPERIREA FENOMENULUI DE INCOMPATIBILITATE

Descoperirea incompatibilității trebuie căutată la Ch. Darwin care, în anul 1877, în lucrarea *Efectul autopolenizării în lumea vegetală*, folosește pentru prima dată această noțiune. Dar acest fenomen a atras atenția și altor botaniști, încă înainte ca Ch. Darwin să-l definească, care au constatat că „există diferențieri între trecerea polenului pe o altă floare și polenizarea aceleiași flori” (J. G. Köbreuter, 1761; C. K. Sprengel, 1793; Knight, 1799, F. Müller, 1866; H. Müller, 1873). Aceste observații au dus la așa-numita lege, formulată de către F. Delpino în anul 1868, și anume că „Natura nu este de acord ca a floare oarecare să fie fecundată de propriul polen”.

Descoperitorul autoincompatibilității se pare că a fost J. G. Köbreuter (1809), care a constatat că trei plante de *Verbascum phoenicum* polenizate timp de doi ani consecutiv cu polen propriu nu au dat sămânță. Studiile sale au fost continuate de W. Herbert (1837), care a reușit să dea o explicație acestui fenomen.

Primele experiențe sistematice asupra incompatibilității le datorăm lui Ch. Darwin, care, pornind de la observația că orhideele obținute prin fecundare încrucișată erau superioare celor autopolenizate, a extins aria observațiilor și asupra altor plante (*Abutilon Darwini*, *Senecio cruentus*, *Reseda odorata* ș.a.). Aceste experiențe au avut ca rezultat formularea legii cunoscute sub denumirea de *Darwin-Knight*, care a stat la baza definițiilor ulterioare date incompatibilității.

La începutul acestui secol, studiile privind incompatibilitatea au luat un mare avânt, desfășurându-se pe multiple planuri. Au început să apară primele teorii care încercau să explice incompatibilitatea,

cum sînt cele ale lui *C. Correns* (1913), *F. Brieger* (1927), *E. M. East*, *A. J. Mengelsdorf* (1928), *D. Lewis* (1944).

După cel de al doilea război mondial, acestei probleme i s-a acordat o tot mai mare atenție, relevată și de enormul volum de lucrări care au apărut pe această temă (8000 de articole pînă în anul 1968 — *H. F. Linskens*). S-a simțit astfel nevoia concentrării acestor materiale într-o revistă care să se ocupe numai de această problemă. Din anul 1964, majoritatea lucrărilor au fost publicate în „*Pollen and Fertilization*“, editată de către *J. F. Linskens*, coordonatorul european al lucrărilor privind incompatibilitatea. Din 1971, publicațiile s-au orientat spre revista „*Incompatibility News Letters*“. Aceste două reviste, alături de „*Crop Science*“ și „*Theoretical and Applied Genetics*“ au constituit principala sursă bibliografică pentru acest capitol.

9.3. RĂSPINDIREA INCOMPATIBILITĂȚII ÎN NATURA

Aria vastă de cercetare a incompatibilității se datorește faptului că acest fenomen este mult răspîndit în lumea vegetală.

Primele inventarii ale formelor de plante incompatibile au fost făcute de către *Ch. Darwin* (1877) și apoi îmbogățite de către *P. Knuth* (1898) și *E. M. East* (1940), care enumeră peste 3000 de specii aparținînd la 60 de familii. *C. D. Darlington* și *K. Mather* stabilesc că 50% din speciile de plante cu flori au sisteme diferite de incompatibilitate, iar *J. Brewbaker* (1959) ridică numărul de familii de plante autoincompatibile la 68. *N. T. Arasu* (1968) ajunge la concluzia că acest număr este mult mai mare, de aproximativ 500 de specii, aparținînd la aproape 80 de familii. Cîteva familii manifestă pregnant fenomenul de incompatibilitate: *Cruciferae*, cu 80 de specii incompatibile (*A. J. Bateman* 1955), *Leguminosae*, *Onagraceae*, *Rosaceae*, *Saxifragaceae*, *Solanaceae*, *Scrophulariaceae*, *Compositae*, *Liliaceae*, *Linaceae*, *Papaveraceae*, *Malvaceae*, *Gramineae* etc.

Incompatibilitatea este o problemă veche a reproducerii sexuate. Majoritatea plantelor au mai demult un sistem autoincompatibil, pe care îl posedă și acum. Se consideră că speciile autocompatibile au avut la origine tot strămoși autoincompatibili (*D. Lewis*, 1954 și *L. K. Crowe*, 1964).

Incompatibilitatea a jucat, în evoluția plantelor, un rol deosebit în ce privește menținerea permanentă a caracterului heterozigotic și în producerea unei mari variabilități (*A. F. Linskens*, 1968).

Incompatibilitatea este un fenomen ce favorizează adaptări care împiedică consangvinizarea plantelor, ducînd pînă la separarea se-

xelor pe plante diferite (dioice) sau în flori unisexuate pe aceeași plantă (monoice). Incompatibilitatea, pe lângă faptul că menține potențialul maxim de producere de semințe, asigură și o economie considerabilă de gameți femeli, prin faptul că previne insuccesul fecundării acestora cu gameți incompatibili. Incompatibilitatea nu poate însă preveni și nu este responsabilă de apariția unor forme de sterilitate după efectuarea fecundării (W. Williams, 1964).

9.4. CLASIFICAREA SISTEMELOR DE INCOMPATIBILITATE LA PLANTELE CU FLORI

Incompatibilitatea manifestată la plantele cu flori în procesul fecundării a fost clasificată de diverși cercetători în mai multe feluri.

Incompatibilitatea intraspecifică. După A. B. Stout (1923), acest tip de incompatibilitate se manifestă în procesul de fecundare între celulele sexuale ale unei perechi parentale care aparțin aceleiași specii.

După natura provenienței polenului în cadrul fecundării, incompatibilitatea poate fi rezultatul unei autopolenizări, deci o *autoincompatibilitate*, sau rezultatul unei polenizări străine în cadrul aceleiași specii; incompatibilitatea fiind definită în acest caz ca autoincompatibilitate de încrucișare.

Incompatibilitatea interspecifică. Aceasta se referă la încrucișările îndepărtate între specii, genuri și familii care pînă în prezent sînt mai puțin studiate. La acest tip de incompatibilitate intervine adeseori un interesant fenomen de unilateralitate, manifestat prin faptul că polenul unor forme incompatibile este frînat în stilul altei forme autoincompatibile. Această frînare nu se mai manifestă și la o încrucișare reciprocă (D. Lewis și L. K. Crowe, 1958) (vezi incompatibilitatea unilaterală).

Barierile de fertilitate între specii sînt constituite dintr-o mare diversitate de forme, unele dintre ele fiind asemănătoare cu cele întîlnite la incompatibilitatea intraspecifică. În aceste cazuri, distincția trebuie făcută între efecte. În timp ce sistemele intraspecifice acționează în direcția împiedicării unei reuniuni prea apropiate, sistemul interspecific împiedică o uniune care ar fi prea îndepărtată.

După J. R. Raper și K. Esser (1964), incompatibilitatea sexuală poate fi homogenică sau heterogenică.

Incompatibilitatea homogenică se referă la faptul că zigotul nu se formează dacă ambii părinți posedă gene incompatibile identice.

Ea poate fi controlată de unul sau de două locusuri. În primul caz, apar cel puțin două tipuri de încrucișare (incompatibilitate bipolară), iar în al doilea caz, apar cel puțin patru (incompatibilitate tetrapolară). Fiecare tip de incompatibilitate homogenică poate fi condiționat de două alele ale unei serii alelice, de alele multiple ale unei serii sau de alelele multiple ale fiecăreia din cele două serii alelice.

Incompatibilitatea heterogenică apare când sistemul este dependent de mai mult de două locusuri. L. K. Crowe (1964) clasifică sistemele de incompatibilitate la angiosperme în:

Incompatibilitate heteromorfică, determinată de polimorfismul floral al unei specii de plante (de exemplu, heterostilia cu aspectele de distilie și tristilie). În acest sistem sînt implicate mai mult de două locusuri.

Incompatibilitate hemomorfică, când nu există diferențe morfologice între genitori. Sistemul este determinat de numeroase alele ale genei (sau genelor) incompatibile. Acest sistem poate fi *gametofitic*, când incompatibilitatea polenului este determinată de constituția genică a polenului însuși, sau *sporofitică*, când comportarea grăunciorilor de polen depinde de genotipul diploid al plantei și nu de propria constituție genică.

D. Lewis (1954) împarte sistemele de incompatibilitate în *heteromorfice*, *gametofitice* și *sporofitice*.

Ca sisteme speciale ale incompatibilității menționăm:

Incompatibilitatea citoplasmică (K. W. Jones, 1951) sau *protoplasmică* (L. Garanjoles și J. F. Wilson, 1956), care constă în împiedicarea interacțiunii genomului sau citoplasmei unor specii, soiuri și hibrizi cu citoplasma altora.

Incompatibilitatea unilaterală, când polenul unei populații este nefuncțional pe florile plantelor aparținătoare altei populații, în timp ce la o încrucișare inversă nu mai apare fenomenul inhibiției polenului. Acest fenomen se observă în cazul unor hibridări îndepărtate reciproce.

9.5. BAZELE FIZIOLOGICE ALE AUTOINCOMPATIBILITĂȚII

9.5.1. LOCALIZAREA MECANISMULUI FIZIOLOGIC AL AUTOINCOMPATIBILITĂȚII

Incompatibilitatea la plantele cu flori se manifestă ca o reacție de apărare fiziologică în cadrul procesului de fecundare (H. F. Linskins, 1975).

Din punct de vedere fiziologic, autoincompatibilitatea poate fi definită și ca un mecanism de autorecunoaștere sau autorespingere (W. Williams, 1964).

Teoretic, pentru mecanismele fiziologice pot fi imaginate două posibilități: fie o inhibare ca și cauză a incompatibilității, fie o stimulare ca și cauză a compatibilității (H. F. Linskens, M. Kroh, 1967).

Manifestarea fiziologică a autoincompatibilității se desfășoară în cadrul proceselor care au loc între polenizare și dezvoltarea zigotului. Se pune deci problema de a localiza acest deranj intervenit pe traiectul fecundării și explicarea lui din punct de vedere fiziologic.

E. R. Sears (1937), studiind locul și perioada de timp a reacției fiziologice la sistemele autoincompatibile, a localizat diferite nivele de acțiune: inhibarea polenului la suprafața stigmatului, înainte de germinare; tubul polenic al grăunciorului germinat este oprit în procesul de creștere în țesutul stilului; reacția de autoincompatibilitate se produce în momentul apariției tuburilor polenice în sacul embrionar și ca urmare a reacției de autoincompatibilitate, după cariogamia interioară, are loc avortul oului fecundat sau a embrionului tânăr.

H. F. Linskens (1975) a raportat această localizare la etapele importante ale fecundării. Astfel, primele trei nivele de manifestare ale autoincompatibilității se desfășoară în cadrul fazei progamice, care include toate procesele, începînd de la așezarea grăunciorului de polen pe stigmat (organul receptiv femel) și pînă la pătrunderea nucleilor spermatici în sacul embrionar, ultimul nivel de localizare a autoincompatibilității în cadrul complexului de dublă fecundare.

Din punct de vedere experimental, primele două locuri menționate pentru reacția de autoincompatibilitate (stigmat și stil) sînt mai accesibile, datorită localizării clare a proceselor fiziologice și ușurinței cu care se pot obține cantități mai mari de material. Aceasta este una din explicațiile pentru care studiile fiziologice și biochimice din ultimii 30 de ani s-au concentrat asupra reacțiilor din stil și stigmat, ovarul fiind în bună parte neglijat (H. F. Linskens, 1975).

9.5.2. BARIERA STIGMATICA A AUTOINCOMPATIBILITĂȚII

Pentru reușita fecundării, grăunciorul de polen va trebui să ajungă pe suprafața stigmatului și să germineze, formînd tubul polenic, purtătorul mesajului genic al gametului mascul în drumul său spre oosferă.

Faptul că polenul nu poate germina pe stigmatul altei specii este binecunoscut. Acest fenomen se întâlnește însă și în cazul autopolenizării, când polenul nu germinează pe propriul stigmat sau chiar dacă germinează rămâne la suprafața stratului papilar. Barierea autoincompatibilității, în aceste cazuri, este strict localizată la suprafața stigmatului. Dacă se evită această porțiune, prin introducerea unor grăunciori de polen în stil sau în oosferă se poate obține o fecundare normală. Astfel de experiențe au fost inițiate de M. Kroh (1956), care a stabilit diferite procente de fertilitate în raport cu zona în care a fost localizat polenul pentru germinare.

Experiențe asemănătoare au fost făcute și de F. Band (1960) la plante din familia *Papilionaceae*, confirmând faptul că prin rănirea stigmatului incompatibil s-a putut obține o germinare normală a polenului. Acest tip de localizare stigmatică a barierei de autoincompatibilitate funcționează și la alte specii din familiile: *Compositae*, *Cruciferae*, *Cofeae*, *Gramineae* ș.a. (L. K. Crowe, 1964; M. Kroh, 1956; N. H. Giles, 1959; D. R. Glendinning, 1960). Reacția de autoincompatibilitate se desfășoară la nivel celular, de multe ori numai între un grăuncior de polen și o singură papilă stigmatică.

Stoparea polenului se poate realiza: la germinare, fără manifestări fenotipice anormale; după germinare, când tuburile polenice realizează mici excrescențe, care însă vor fi repede acoperite de caloză; când se formează tuburi polenice care vor crește anormal, fiind de asemenea acoperite de caloză; sau când tuburile polenice încearcă să pătrundă în stigmat, dar sînt imediat oprite și acoperite de caloză (J. Heslop-Harrison, 1975).

Aceste posibilități au fost verificate în detaliu la microscopul electronic și prin analize citochimice complexe, punîndu-se în evidență în special rolul major, jucat în această reacție, de respingere, de β 1-3-glucancaloză (H. F. Linskens și K. Esser, 1957).

Suprafața celulară a ariei de recepție a polenului este în general de tip glandular, fiind formată din papile uni- sau multiceulare. Este însă necesar să se facă distincție între cele două tipuri de stigmat existente: „umed” și „uscat”. Tipul „umed” este constituit din papile stigmatice secretoare. Acest exudat stigmatic a fost descris de Konar și Linskens (1966) ca un „lichid cutinic” și analiza lui a dus la descoperirea unui conținut format din numeroase substanțe nutritive menite să creeze un mediu fizic și chimic propice unei cât mai bune germinări (H. F. Linskens și J. Tupy, 1966; H. F. Linskens și colab., 1969, 1970; S. Desborough și S. J. Peloquin, 1968). Exudatul conține și o cantitate apreciabilă de apă (J. L. Brewbaker, 1957).

Pentru cel de al doilea tip de stigmat, noțiunea de „uscat” este relativă, căci suprafața stigmatului este constituită dintr-o peliculă continuă de proteine hidratate care învelesc cuticula. În cazul unor încrucișări incompatibile, realizate prin autopolenizare, s-a constatat că principala barieră în calea fecundării o constituie cuticula papilară.

B. Christ (1959), pe baza ipotezei cutinazei, a imaginat mecanismul autoincompatibilității stigmatice în felul următor: după polenizare, grăunciorul de polen ajungând pe papilele uscate ale stigmatului are la dispoziție numai atîta apă cît să se îmbibe, dar nu și pentru a germina. El ar avea nevoie de o substanță, probabil un ferment activ — cutinaza —, care să spargă cuticula, făcînd papilele stigmatice permeabile. În acest fel, umiditatea necesară germinării polenului ar fi asigurată. În cazul unei autopolenizări, sistemul de fermenți este inactivat, declanșîndu-se reacția de autoincompatibilitate, iar polenul lipsit de apă va fi oprit de bariera cuticulei, neputîndu-și astfel exercita rolul său de fecundare.

Studii analitice au arătat că polenul conține un set variat de enzime. Multe din acestea, aflate în peretele polenic, sînt ușor accesibile de îndată ce se stabilește contactul cu stigmatul (W. Rosen, 1968; J. Harrison și colab., 1975). Efectul lor asupra substratului din pistil este probabil esențial pentru o germinare normală și creșterea tubului polenic.

În condiții normale, la o polenizare compatibilă, după un foarte scurt contact (4—5 minute) a grăunciorului de polen cu suprafața celulară a stigmatului, se produce o activare a cutinazei. Inducerea acestei activități se presupune că este datorată unor substanțe specifice aflate în peretele grăunciorului de polen și la suprafața papilei (H. F. Linskens, 1968; J. Harrison, 1975). N. V. Zinger și colab. (1961) au demonstrat că peretele polenului are o structură fiziologică activă, fiind bogat în glucide, lipide, proteine, enzime, care reacționează prompt la autoincompatibilitate prin inactivarea cutinazei. Absența activității cutinazei poate fi explicată printr-o inhibare a cutinazei din polen, la contactul cu stigmatul incompatibil; cutinaza din polen inhibă activitatea substanțelor specifice din stigmatul compatibil.

Acest tip de barieră de autoincompatibilitate este dependentă de genele *S* ale celor doi parteneri. În cazul în care genele de același fel din polen și stigmat se regăsesc (la autopolenizare), polenul nu va fi capabil să dizolve cuticula stigmatică; această reacție este ireversibilă (H. F. Linskens și W. Heinen, 1962; M. Kroh, 1966).

Cercetările imunologice făcute de M. F. Nasrallah și colab. (1970) au arătat că fiecare genotip are un antigen unic, nedetectabil

în stigmatul altor genotipuri și nici în alte părți ale florii sau ale plantei. Putem concluda că reacția de autoincompatibilitate în acest caz depinde de combinarea locusurilor complementare din moleculele stigmatului și polenului pe baza unui cod molecular existent, care permite recunoașterea între ei a celor doi parteneri, mascul și femel.

9.5.3. INHIBAREA CREȘTERII TUBULUI POLENIC ÎN STIL

9.5.3.1. Homostilia. Tubul polenic are un rol important în procesul de fecundare, el fiind răspunzător de transportul nucleilor spermatici pe distanța dintre stigmat și sacul embrionar, locul de destinație. Această creștere unidirecțională a tubului polenic, printr-un țesut femel diploid specializat, presupune o reacție reciprocă între tubul polenic și gineceu. Pentru interpretarea acestei reacții este însă necesară cunoașterea factorilor fiziologici și biochimici care reglează această creștere.

Reacția de autoincompatibilitate, manifestată în general prin dereglări în creșterea tubului polenic în țesutul stilului, este des întâlnită mai ales la speciile din familiile: *Onagraceae* (*Oenothera*), *Leguminosae* (*Trifolium*), *Liliaceae* (*Lilium*), *Solanaceae* (*Petunia*, *Nicotiana*, *Licopersicum*) ș.a.

După autopolenizare, tuburile polenice care au germinat pe stigmat își continuă creșterea și dezvoltarea pînă în momentul sistării ei totale. Aceasta poate interveni pe traiectul tubului polenic: fie imediat sub stigmat (*Nicotiana*), la mijlocul stilului (*Petunia*) sau la baza acestuia (*Oenothera*). Uneori nu se poate stabili precis locul inhibiției, ea putînd apare în oricare parte a stilului, de exemplu la *Trifolium* (H. F. Linskens și M. Kroh, 1967).

Nu toate tuburile polenice își manifestă reacția de autoincompatibilitate prin încetinirea creșterii, unele, dimpotrivă, au o creștere accelerată, care este apoi stopată brusc.

În cazul cînd stilul este plin (*Trifolium*), tubul polenic crește prin substanța intercelulară a țesutului străbătut, iar dacă acesta este gol, creșterea va avea loc prin canalul stilului. În acest caz, tubul polenic este înconjurat în drumul lui de o secreție care se formează și este eliberată de celulele secretoare de pe canal. (van der Pluijm și H. F. Linskens, 1966; S. Desborough și S. J. Peloquin, 1968; P. D. Ascher, 1971).

Studiind ultrastructura tuburilor polenice la *Petunia*, H. F. Linskens și M. Kroh (1970) conchid că această creștere are loc la început pe seama substanțelor de rezervă din grăunciorii de

polen, iar după consumarea acestora se utilizează secreția stilului. Concluzia ce se desprinde este că tuburile vor crește în continuare numai dacă reușesc să dizolve, probabil enzimatic, substanța intercelulară a țesutului de trecere pe care să o folosească apoi pentru sinteza noului perete. Se pare că în cazul polenizării autoincompatibile se produce o depunere supradimensională a hidraților de carbon în perețele tubului polenic, cantitate care în cazul polenizării compatibile ar fi dirijată spre continua dezvoltare a creșterii tubului polenic spre oosferă. În procesul creșterii tuburilor polenice se constată deci o activitate fiziologică foarte bogată, ceea ce a permis să se formuleze diferite concluzii asupra diferențelor existente între autopolenizare și polenizarea străină. (*J. Tupy, 1961*).

K. Schlösser (1961) constată că stagnarea intervenită în creșterea tuburilor polenice autoincompatibile este asociată cu o modificare a formei și structurii vîrfurilor acestora, care se umflă, se deformează, se îndoaie sau își evaginează conținutul. Aceste dereglări sînt corelate cu o puternică acumulare de celuloză și caloză în vîrfurile tuburilor polenice.

Cercetările de laborator au demonstrat că tuburile polenice autoincompatibile suferă o modificare în metabolismul normal al glucidelor, în sensul că în pereții îngroșați există o mai mare densitate de microfibrile de celuloză și un număr mai mare de dopuri de caloză (*H. F. Linskens și K. Esser, 1957*).

D. de Nettancourt (1972) observă că tuburile polenice autoincompatibile sînt lipsite de diviziunea mitotică a nucleului generativ sau ea apare mult mai tîrziu. Nucleul vegetativ se resoarbe încă din primele ore după germinare, el fiind considerat ca principalul purtător al informației care declanșează reacția autoincompatibilă.

Tuburile polenice au o respirație accentuată în special în primele ore de creștere (*F. A. Hoekstra, 1973*), o absorbție intensă și o fosfatază acidă cu 50% mai ridicată decît în mod normal la o polenizare compatibilă (*K. Schlösser, 1961*).

Procesul de sinteză a proteinelor este, de asemenea, modificat, el intrînd în funcțiune cu aproximativ două ore mai tîrziu în stilele autopolenizate, menținîndu-se în continuare la un nivel scăzut (*S. Desborough și S. J. Peloquin, 1968*). *D. B. Dickinson (1968)* a găsit că este o strînsă legătură între activitatea proteinelor (cele enzimatice) și respirație.

Imaginea de ansamblu a acestor rezultate permite să se concluzioneze că autoincompatibilitatea manifestată în stil nu trebuie considerată ca un proces pasiv, datorat exclusiv unei lipse de stimulare (*J. Straub, 1947*), ci ca un proces activ care duce la distrugerea organizării structurale și a compartimentării citoplasmei tubului

autoincompatibil. Aceste procese sînt ireversibile. Încercări făcute cu giberelină, auxină, hormoni și alte substanțe chimice de stimulare a creșterii au arătat că nu aduc diferențe în acțiunea lor asupra stilelor polenizate compatibil sau autoincompatibil (G. W. M. Barendse și colab., 1970).

9.5.3.2. Heterostilia. Manifestarea autoincompatibilității la speciile heterostile este asociată cu diferențierile morfologice existente prin prezența unor grupe cu stile de lungimi diferite în cadrul florilor. Adesea, heterostilia este asociată și cu o heteroanterie, adică cu o așezare deosebită a pungilor de polen (H. F. Linskens și M. Kroh, 1967).

Heterostilia poate fi caracterizată ca *dimorfă*, cu două grupe de stile și două grupe de antere diferite, sau *trimorfă*, cu trei grupe de stile și respectiv trei grupe de antere de lungimi diferite.

Cel mai frecvent exemplu citat de autoincompatibilitate distilă este cel de tipul *Primula vulgaris* la care anterele și stigmatetele ocupă poziții complementare. Adesea, dimorfismul și heteroanteria sînt completate și de o diferențiere privind mărimea grăunciorilor de polen și a celulelor stigmatice. Astfel, la *Primula vulgaris*, plantele cu pistile lungi și stamine scurte au grăunciorii de polen mai mici și celulele stigmatice mai mari, față de plantele cu pistile scurte, stamine lungi, celule stigmatice mici, care au grăunciori de polen mai mari (W. Williams, 1964).

La heterostilia trimorfă de tipul *Lythrum salicaria*, polenizarea devine mai complicată prin existența a trei grupe diferite de stiluri și antere: scurte, mijlocii și lungi.

Autoincompatibilitatea acționează, de regulă, la speciile heteromorfe prin faptul că stigmatetele pot fi polenizate fertil numai cu polen de la anterele de aceeași lungime (polenizare legitimă), în timp ce celelalte forme vor produce sterilitate (polenizare nelegitimă) (F. Brieger, 1930).

Autoincompatibilitatea la heterostilie acționează tot printr-o frînare a creșterii tuburilor polenice, care se desfășoară cu predilecție în stigmat sau în țesutul stilului (K. Esser, 1953). Pentru aceste dereglări pot fi imaginate însă piedici mai simple de frînare, cum ar fi unele obstacole mecanice, diferențe ale valorilor osmotice între cele două tipuri de polen etc. D. Lewis (1943) a demonstrat că la *Linum grandiflorum* există valori osmotice diferite între stigmatele de diferite mărimi și interacțiunea acestor valori va hotărî în final asupra inhibării sau neînhibării creșterii tuburilor polenice. Pentru unele specii heterostile (*Fagopyrum*), constituția anatomică diferită a stilelor nu a adus după sine diferențieri în creșterea tuburilor polenice.

În general, se admite că autoincompatibilitatea heterostilelor se petrece asemănător cu cea de la homostile, avînd la bază aceeași interacțiune dintre tubul polenic și stil (W. Williams, 1964).

9.5.4. REACȚIA DE INCOMPATIBILITATE ÎN OVAR

Faptul că reacția de incompatibilitate poate avea loc în ovar este confirmat de cazurile întîlnite la familiile *Linaceae*, *Liliaceae* (*Gasteria*, *Hemerocaulis*, *Antirrhinum*, *Narcissus*) și mai ales la *Theobroma cacao* (F. W. Cope, 1958; H. F. Linskens și M. Kroh, 1967; H. F. Linskens, 1975).

La aceste plante, în general, creșterea tuburilor polenice se desfășoară normal atît pe stigmat, cît și în țesutul stilului. O caracteristică a speciilor cu inhibare în ovar pare să fie faptul că în majoritatea cazurilor stilurile sînt tubulare (goale în interior). J. L. Brewbaker (1957) este de părere că această proprietate a stilurilor face ca reacția să fie amînată pînă în ovar, considerînd că contactul intim dintre tubul polenic și țesutul stilului este absolut necesar pentru ca reacția de incompatibilitate să se producă.

Inhibiția în ovar se petrece în cadrul ultimei faze a fecundării, a singamiei, și poate avea loc în una din cele trei faze ce caracterizează această etapă (H. F. Linskens, 1968).

În prima fază, tubul polenic trecînd de stil, pătrunde prin micropil în sacul embrionar, injectînd prin apexul sinergidei, cu ajutorul aparatului filiform, conținutul său cu nuclei spermatici. Această acțiune are loc fără exercitarea unei presiuni asupra aparatului filiform, care este o parte specializată a peretelui sinergidelor. Tubul polenic, dizolvînd cu ajutorul propriilor enzime peretele întîlnit în cale, își menține propriul perete intact, care va fi spart în curînd, adică în momentul contactului cu plasma sinergidei. Are loc o descărcare a conținutului, atribuită unei presiuni osmotice prea mari față de cea a sinergidelor. Aceasta face ca tubul polenic să sufere o puternică plasmoliză, rezultat al unei absorbții de apă prea rapidă.

Cercetările lui H. F. Linskens și J. Schrauwen (1966) au indicat că ruptura respectivă este datorită și unei tensiuni de oxigen cu care țesutul femel sparge membrana tubului polenic de îndată ce contactul a fost stabilit. Această tensiune este ridicată la periferia sinergidei și descrește spre centrul ovarului. Experiențele efectuate *in vitro* au reconfirmat aceste date (R. G. Stanley și H. F. Linskens, 1967).

Posibilitatea de stopare la nivelul sinergidelor se pare că este mai mult legată de funcția secretorie a acestora (*Van der Pluijm*, 1966).

A doua fază este un proces pasiv, care cuprinde transportul nucleilor spermatici prin plasma sinergidei. Apoi, un nucleu spermatic se alătură de oosferă, rezultând o liberă conjugare la contactul dintre pereții celor doi nuclei. Deci, nu este necesară o rupere a pereților nucleilor spermatici.

A treia fază, pusă în evidență la microscopul electronic (la *Gossypium*), constă în faptul că cei doi nuclei venind în contact se turtesc și rezultă o porțiune teșită între membranele lor nucleare. Aceasta se va rupe, dar numai la nivelul suprafeței de contact, rezultând o nouă fuziune.

K. K. Pandey (1960) a încercat să explice autoincompatibilitatea în ovar (*Coffea*) prin formarea postmeiotic a unor substanțe preincompatibile. Acestea, pe parcurs, sînt transformate în substanțe specifice, care vor declanșa o reacție de autoincompatibilitate, fie la nivelul sinergidelor, fie la fuziunea nucleilor spermatici. Teoria lui K. K. Pandey se bazează pe constatarea făcută că polenul dintr-o autopolenizare, dacă este extras din stil și se efectuează cu el o nouă polenizare, de această dată compatibilă după germinare, grăunciorul de polen va traversa stilul, dar va fi oprit în ovarul compatibil datorită informației „false” primite anterior și care a declanșat autoincompatibilitatea ca un fenomen ireversibil. Experiențele lui A. M. Evans (1962) au confirmat existența reacției preincompatibile. Aceasta se manifestă chiar și la plantele care nu au o localizare a autoincompatibilității în ovar (*Trifolium*).

Deși acest tip de autoincompatibilitate prezintă încă multe probleme nelămurite, în special privind reacțiile de respingere a zigotului deja format; cert este că există un schimb, de informații între citoplasma sacului embrionar și cea a polenului, probabil sub forma unei reacții de imunitate (F. M. Burnet, 1971).

Cercetările viitoare vor aduce probabil noi elemente care să clarifice natura acestor reacții și modul lor de a se manifesta.

9.6. BAZELE GENICE ALE INCOMPATIBILITĂȚII

9.6.1. INTERACȚIUNEA ȘI CONTROLUL GENIC

Autoincompatibilitatea este un fenomen genic, iar fiziologia autoincompatibilității este, de asemenea, un fenomen genic în cel mai strict sens (H. F. Linskens, 1970). Lucrările lui Ch. Darwin (1876)

și C. Correns (1913) au adus la timpul lor numeroase mărturii privind moștenirea autoincompatibilității, dar prima analiză genetică mai cuprinzătoare a fost făcută de E. M. East și A. J. Mangelsoorf (1928). Lucrând cu *Nicotiana tabacum*, ei au descoperit unul din principalele sisteme de autoincompatibilitate, care se găsește la familia *Solanaceae*. Cercetările lor au fost concluzionate într-o primă ipoteză care încearcă să explice genetic autoincompatibilitatea cu ajutorul „factorului opozițional”. Prin această teorie se consideră că orice grăuncior de polen, purtător al unei alele S a incompatibilității asemănătoare cu cea din pistil, va fi respins de aceasta. Respingerea în cadrul sistemului de autoincompatibilitate presupune în același timp și o recunoaștere a „străinului”, întocmai ca și la sistemele de imunitate de la vertebrate. Spre deosebire de sistemele de imunitate, recunoașterea nu este direcționată spre molecule străine. Aici se pune problema recunoașterii și respingerii de către țesutul femel a unor celule proprii, produse de același individ și purtătoare ale unui genom identic. Rezolvarea acestei probleme de recunoaștere nu poate fi imaginată fără o transmitere la un oarecare nivel a unor gene, care să ofere specificitatea necesară recunoașterii caracterelor comune. Acceptarea polenului compatibil trebuie să rezulte însă dintr-o transcriere de către alele a unei „chei” care, de această dată, nu este deținută în comun de cei doi parteneri, femel și mascul (J. Heslop—Harrison, 1975).

9.6.2. SISTEME DE AUTOINCOMPATIBILITATE

Pornind de la concepția fundamentală a alelelor opuse care determină autoincompatibilitatea, printr-o serie alelomorfă de gene, așa-numitele gene S, plantele cu o anumită constituție genică, de exemplu S_1S_2 , nu vor putea fi fecundate de polenul cu aceleași alele S_1S_2 , ci numai de alți grăunciori de polen ai aceleiași specii, posesori ai alelelor S_3S_4 .

E. M. East și A. J. Mangelsoorf (1928), admitând că reacția de autoincompatibilitate este determinată de alela S, purtată de grăunciorul de polen (considerat gametofitul mascul) a denumit sistemul *autoincompatibilitate gametofitică*. Acest sistem poate da naștere la trei categorii de reacții: a) *autoincompatibilitate totală*, când ambele alele sînt de același fel, adică $S_1S_2 \times S_1S_2$; b) *semicompatibilitate*, când o jumătate din polen este autocompatibil (cînd o alelă este diferită), adică $S_1S_2 \times S_1S_3$ sau $S_1S_2 \times S_2S_4$; c) *autoincompatibilitate completă*, cînd ambele alele sînt diferite: $S_1S_2 \times S_3S_4$.

În sistemul clasic privind autoincompatibilitatea gametofitică, controlul este atribuit unui singur locus cu multe alele. Acest tip a fost ulterior definit ca sistem autoincompatibil gametofitic, monofactorial, homomorfic. El este cel mai frecvent sistem de autoincompatibilitate prezent la angiosperme, fiind întâlnit la specii aparținând familiilor *Solanaceae*, *Leguminosae*, *Liliaceae*, *Onagraceae* ș.a.

A. Lundquist (1965) a descoperit la *Gramineae* un sistem gametofitic bifactorial, cu două locusuri *S* și *Z*, fiecare locus fiind polialelic. În acest caz, polenul va fi respins numai când alela celor două locusuri se va găsi atât în stigmat, cât și în stil. Sisteme gametofitice bifactoriale homomorfe au fost ulterior găsite și la alte familii de dicotiledonate, și se presupune că sînt larg răspândite la angiosperme.

C. Correns (1913) și A. J. Bateman (1955), făcînd observații pe *Crucifereae* (*Brassica*) și urmărind genetica acestui tip de autoincompatibilitate, au constatat că și complexul alelei *S* al plantei părinte poate să determine comportamentul fiziologic al grăunciorilor de polen într-o combinație autoincompatibilă, împiedicînd fecundarea. Deoarece planta este considerată ca un sporofit, ei au denumit acest sistem *autoincompatibilitate sporofitică*.

Acest sistem de autoincompatibilitate a fost descris și la compozite, de către M. B. Hughess și E. B. Babcock (1950). Ei au găsit că sistemul este determinat de genotipul părintelui diploid și că este implicat un singur locus, cu o serie alelică multiplă, fără nici o diferențiere a florii în diferitele categorii de autoincompatibilitate. Sistemul sporofitic este în acest caz monofactorial și homomorfic.

Diferențe între cele două sisteme de autoincompatibilitate, sporofitic și gametofitic, există și sub raportul controlului genic care implică relații diferite privind timpul și locul de acțiune ale genelor. S. Într-un sistem gametofitic autoincompatibil monofactorial, cum este cel de la *Solanaceae* (*Petunia*) sau *Leguminosae* (*Trifolium*), toate plantele rezultate dintr-o polenizare legitimă sînt heterozigote pentru locusul *S*. Segregarea va avea loc în meioză, rezultînd două clase de spori, care vor avea posibilitatea să acționeze numai în pistilele purtătoare ale unei alte alele *S* ale aceluiași locus. Acest fapt arată că transcrierea alelei nu va avea loc decît după telofaza primei diviziuni meiotice, existînd și posibilitatea de a decurge numai după a doua diviziune în urma clivajului care va izola cei patru spori. Sinteza substanțelor autoincompatibile ar putea avea loc, în acest caz, în spori sau în gametofitul rezultat din el sau din amîndoi (J. Harrison, 1975).

S-au găsit variate relații de dominanță și în cadrul sistemului sporofitic monofactorial. După cum s-a văzut, toate rezultatele genetice converg spre o acțiune a polenului determinată de genotipul diploid parental. Aceasta înseamnă că produșii incompatibili sînt sintetizați de țesutul diploid (*J. Heslop—Harrison, 1975*).

K. K. Pandey (1967) a stabilit că alelele *S* acționează într-un sistem sporofitic înainte de meioză, dacă sistemul este heteromorfic și numai după meioză la sistemele homomorfe.

Pe lângă aceste sisteme de autoincompatibilitate homomorfică, sporofitică și gametofitică, autoincompatibilitatea se poate manifesta și la speciile heteromorfe. Acest sistem este binecunoscut la familia *Primulaceae*, încă din lucrările lui *Ch. Darwin* (1877) și a fost pentru prima dată definit împreună cu celelalte sisteme de către *D. Lewis* (1949). În cazul sistemelor heteromorfe, controlul mecanismelor complexului de gene *S* este tot de natură sporofitică.

9.6.3. AUTOINCOMPATIBILITATEA ȘI CITOLOGIA POLENULUI

J. L. Brewbaker (1957) a stabilit o interesantă corelație între sistemele de autoincompatibilitate, citologia polenului și locul de manifestare a reacției de autoincompatibilitate. Astfel, sistemul incompatibil gametofitic s-a constatat că este prezent la speciile a căror grăunciori de polen au un nucleu vegetativ și un nucleu generativ și o germinație bună *in vitro*. Inhibarea gametofitului mascul are loc după germinarea polenului și anume în timpul creșterii tubului polenic în stil sau ovar.

Autoincompatibilitatea sporofitică apare la grăunciorii de polen trinucleați, cu un nucleu vegetativ și doi nuclei generativi. Germinația decurge mult mai greu *in vitro*. Spre deosebire de polenul din sistemul gametofitic, are o viață mult mai scurtă. Inhibarea se produce pe stigmat, fie la germinare sau imediat după aceea, fără a se realiza pătrunderea în papila stigmatică.

Corelația menționată a fost verificată și explicată de *F. A. Hoekstra* (1973) prin experiențe care au demonstrat că respirația polenului trinucleat, față de polenul binucleat, este aproape de cinci ori mai mare în timpul primei faze de dezvoltare. Aceasta presupune că localizarea autoincompatibilității în sistemele sporofitice la nivelul stigmatului s-ar datora diminuării necesarului de metaboliți puși la dispoziția polenului pentru a germina, ei fiind folosiți pentru formarea celui de al doilea nucleu generativ și, ulterior, pentru respirația celor trei nuclei. Sistemul gametofitic cu numai doi nuclei ar avea astfel un metabolism mai ponderat, o

respirație mai moderată, ceea ce permite folosirea rezervelor metabolice în vederea pătrunderii în stil și traversării acestuia.

Deși această corelație a fost pusă în evidență la 25 de familii, ea nu este totuși perfectă (J. L. Brewbaker, 1955). Excepție fac gramineele, cu un sistem gametofitic bifactorial, care au un polen trinucleat, o respirație intensă și o viață scurtă.

O astfel de corelație nu este evidentă la sistemele heteromorfe, dar poate să apară în legătură cu structura stigmatului. De exemplu, stigmatul uscat este caracteristic sistemului sporofitic, pe când stigmatul umed, bogat în secreții, este caracteristic sistemului de incompatibilitate gametofitică (J. Heslop—Harrison 1975).

9.7. BIOCHIMIA AUTOINCOMPATIBILITĂȚII

Fiziologia autoincompatibilității are la origine un mecanism biochimic determinat genic, care se bazează pe interacțiunea reciprocă dintre cele două tipuri de gameți, masculi și femeli (H. F. Linkens și M. Kroh, 1970). Reacția va avea loc numai când alelele S identice se vor recunoaște. Pentru a putea descifra acest mecanism, trebuie mai întâi să aruncăm o privire asupra compoziției și structurii chimice a țesuturilor care vor interacționa.

9.7.1. STRUCTURA BIOCHIMICĂ A POLENULUI

Majoritatea angiospermelor posedă un polen al cărui perete este compus din două membrane. Interiorul polenului este căptușit de un strat pectocelulozic (pectină), formînd *intina*, în timp ce la exterior cea de a doua membrană — *exina* — este constituită din sporopolenină, o terpenă cu greutate moleculară mare, caracterizată ca un polimer oxidativ al carotenoidelor sau ca un ester carotenoid (M. W. Shaw, 1964).

Importanța majoră pentru răspunsul la autoincompatibilitate îl are în special enzima care se va afla după polenizare în imediata vecinătate a țesutului femel. La maturitate, exina se stratifică în două pelicule, una netedă, *nexina*, care acoperă intina și o altă peliculă la exterior, *sexina*, cu suprafața rugoasă.

Structura conferită exinei este admirabil adaptată pentru recepționarea substanțelor primite de la exterior, comunicarea făcîndu-se prin intermediul microporilor, poarta de intrare a unui vast sistem de canalicule. Schimburile de substanțe care au loc prin intermediul microporilor au putut fi puse în evidență prin modifică-

rile de pH , creșterea conținutului de auxină și transferul de glucide, grăsimi, proteine și acizi nucleici. La majoritatea speciilor s-a constatat și o slabă reacție enzimatică, precum și o prosperă activitate a esterazei nespecifice. Folosindu-se teste de imunofluorescență, s-a putut localiza în polen și prezența unor antigeni. *J. Harrison* și colab. (1975), care au comunicat aceste date, au utilizat în acest scop filme de agar hidrolizate. Simulînd astfel stigmatul, au putut extrage acești antigeni de polen, folosindu-se de anticorpi. Ei au stabilit totodată și locul de depozitare a acestora; în cavitatea rugoasă a exinei sau în stratul de intină.

Cele mai importante cercetări în descifrarea mecanismului autoincompatibilității rămîn cele legate de conținutul proteinelor emise de peretele tubului polenic. Folosind aceeași metodă de imunofluorescență, fracțiunile proteice sporofitice deținute de exină au fost transferate, la puține secunde în urma hidratării, în substratul artificial, trecînd fie prin micropori fie traversînd suprafața de contact. La cîteva minute după hidratare au mai fost extrase și fracțiunile proteice gametofitice din intină. Acestea au fost identificate după ce au reușit să treacă prin exină. Dacă exina a fost impermeabilă, atunci trecerea s-a făcut prin canalicule și micropori.

R. B. Knox și colab. (1975), făcînd cercetări la *Cruciferae* (*Brassica*) și folosind metoda cromatografiei în gel și electroforeza cu poliacrilamidă, au constatat că principalii constituenți ai proteinelor sînt fracțiunile A de 10.000 de daltoni, care formează 70% din totalul proteinelor prezente, și fracțiunile B—F cu greutate moleculare cuprinse între 15.000 și 45.000 de daltoni. Același colectiv a obținut rezultate asemănătoare și la *Compositae* (*Cosmos*), unde cele patru fracțiuni importante identificate aveau tot între 10.000 și 40.000 de daltoni.

Alături de proteine, uleiurile și grăsimile aflate în conținutul exinei au un rol important în interacțiunea polen-pistil. Cele două grupe de substanțe sînt principalii constituenți ai pigmentilor exinei. Pigmenții sînt formați fie din antoxantine și antocianine, la plantele cu polenizare anemofilă, fie din carotenoizi, la plantele entomofile. Rolul acestora este, în principal, ca filtru de protecție împotriva radiațiilor solare (*H. F. Linskens*, 1964).

9.7.2. REACȚIILE BIOCHIMICE DE LA SUPRAFAȚA STIGMATULUI

Suprafața stigmatului a fost caracterizată fie ca umedă fie uscată. Stigmatele umede sînt caracteristice familiilor cu sistem gametofitic de autoincompatibilitate, incluzînd *Solanaceae*, *Legumi-*

ncsae, *Liliaceae*, *Resaceae*, *Onagraceae*. Exudatul papilelor stigmatice are un conținut bogat în lipide, fiind identificați opt acizi grași, cu 11—20 de atomi de carbon, cu rolul de protecție contra desicării.

Glucidele și compușii fenolici fac parte de asemenea din exudat, iar mucopolizaharidele sînt cele care vor regla vîscozitatea sa (F. W. Martin, 1968). Prin metode citochimice a fost posibilă punerea în evidență a activității enzimatică, precum și a conținutului de proteine. A fost raportată și prezența aminoacizilor liberi și a activității esterazei nespecifice (W. Rosen, 1968).

Observații făcute la microscopul electronic au adus noi date privind structura și posibila compoziție a stilelor uscate ce caracterizează familia *Cruciferae* și *Compositae* din sistemele sporofitice de autoincompatibilitate.

Structura cuticulei și lamelei, care o îmbracă, se rezumă la scurte cordoane (microfibrile) așezate radial, întrerupte de o serie de discontinuități. Această structură este adaptată pătrunderii apei dinspre protoplast spre papile și în ea a putut fi pus în evidență un bogat conținut de proteine și prezența activității esterice. Proteinele sînt sintetizate în microporii din citoplasma corticală a papilei, după care sînt descărcate în plasmalemă și, difuzează prin peretele pectocelulozic al cordoanelor cuticulare spre suprafața exterioară. Pelicula este deci adaptată pentru o secreție din interior.

Electroforeza a identificat la *Malvaceae* (*Hibiscus*) și prezența a șase benzi proteice, trei dintre ele conținînd majoritatea proteinelor. În două dintre benzi s-a putut pune în evidență și prezența activității esterazei nespecifice în gel (J. Heslop—Harrison, 1975).

Studii recente au adus dovezi prin care stratul de ceară care se găsește la suprafața unor papile uscate ar fi, de asemenea, implicat în reacția de autoincompatibilitate. Notabil este și rolul jucat de β -1-3 glucancaloză în reacția de respingere. Atît la sistemele gametofitice, cît și la cele sporofitice, polenizarea autoincompatibilă este asociată cu schimbări în metabolismul carbohidraților din stigmat și stil. Depunerile de caloză în stigmat par să fie însă o caracteristică rezervată doar sistemului sporofitic.

9.7.3. BIOCHIMIA REACȚIILOR ÎN STIL

Reacția de autoincompatibilitate stabilită în stil este caracteristică numai sistemelor gametofitice. În acest caz, tuburile polenice formate ca urmare a germinației avute pe stigmatul umed vor

continua creșterea în stil. Aceasta poate fi ușor urmărită folosind testul albastru de decolorare a anilinei inițiat de *H. F. Linskens* și *R. Esser* (1957).

Cercetările privind biochimia autoincompatibilității în stil s-au concentrat, în marea lor majoritate, asupra diferențelor existente între polenizările autocompatibile și autoincompatibile sub raportul conținutului de proteine, aminoacizi, enzime ș.a.

H. F. Linskens (1955) a arătat încă de la primele lui lucrări că există diferențe nete între metabolismul și constituția stilelor autopolenizate și cele cu polenizare străină. După o polenizare compatibilă (*Petunia*), își face apariția în stil o nouă fracțiune glicoproteică, în timp ce după autopolenizare pot fi detectate două asemenea fracțiuni cu o mobilitate diferită din punctul de vedere al electroforezei.

H. F. Linskens și *J. Tupy* (1966) au făcut analize cantitative privind conținutul de aminoacizi în cele două tipuri de stile. Ei au raportat că, în general, acest conținut este în continuă scădere; la 24 de ore după polenizare a fost mult mai mic în cazul autopolenului, presupunând un consum exagerat față de reacția compatibilă. O reacție asemănătoare se petrece și cu rata respiratorie, care este, de asemenea, în scădere, ajungând aproape nulă după 12 ore, în timp ce stilele polenizate compatibil își continuă activitatea. *H. F. Linskens* și *J. Schrauwen* (1966) consideră că între cele două reacții este o strânsă legătură.

De un mare interes se bucură analizele făcute asupra conținutului de ARN, care pare că este de tip mesager și că ar avea rolul de promotor al încorporării aminoacizilor într-un material proteic incompatibil, precipitabil. Cercetările sînt în curs de desfășurare, de aceea se așteaptă ca rezultatul lor să aducă noi lămuriri privind reacțiile chimice din stilele incompatibile.

9.7.4. REACȚIILE BIOCHIMICE DIN OVAR

Date privind procesele biochimice din ovar sînt puține în literatură. Majoritatea cercetărilor s-au concentrat asupra factorilor hidroscofici și chemotropici de dirijare a tuburilor polenice spre ovar și implicației ovarului în acest proces. Analizele făcute substanțelor chemotropice din secrețiile sinergidelor au scos la iveală un conținut format din: aminoacizi, peptide, amine primare și monozaharide (*W. Rosen*, 1968). Experiențele lui *G. W. N. Barendse* și colab. (1970) au identificat în ovar și prezența unor hormoni, a auxinei și giberelinei, rolul lor în reacția de autoincompatibilitate

fiind însă nesemnificativ. Încercările făcute prin mărirea cantităților de hormoni în ovarele compatibile și autoincompatibile nu au dat rezultatele scontate.

Rămîne ca investigații ulterioare să aducă date privind biochimia reacțiilor din ovar, care să permită elucidarea fenomenelor la acest nivel.

9.8. TEORII PRIVIND INCOMPATIBILITATEA SEXUALĂ

Autoincompatibilitatea constituie aria unui vast cîmp de speculații și a multor scheme teoretice, care au fost create de-a lungul timpului în încercarea de clarificare a acestui fenomen.

Majoritatea teoriilor s-au axat pe găsirea factorilor care se fac răspunzători de recunoașterea celor doi parteneri participanți la fecundare, pe transcrierea informației care declanșează incompatibilitatea și pe manifestarea răspunsului la acestea.

Pentru a putea da o explicație, a fost necesară parcurgerea unui drum lung, început cu prima teorie empirică a lui *Ch. Darwin* (1877), care presupunea că incompatibilitatea este o lipsă de activitate sexuală. *E. Strasburger* (1886) a văzut însă în incompatibilitate mai degrabă o însumare a anumitor substanțe din cele două protoplasme, care ar depăși astfel pragul de toleranță atît pentru polen, cît și pentru stil, devenind „otrăvitoare”. Este remarcabil faptul că încă de la această dată se arată că incompatibilitatea nu este pusă pe seama diferențelor structurale dintre cei doi parteneri veniți în contact, ci este vorba de interacțiunea unor substanțe.

L. Jost (1907) duce mai departe această idee, afirmînd că pentru frînarea tuburilor polenice autoincompatibile sînt răspunzătoare diferențele chimice calitative dintre țesuturile care intră în acțiune. Aceste diferențe au fost puse ulterior pe seama unor stimulatori de creștere.

C. Correns (1913), bazîndu-se pe legile mendeliene, a sugerat că aceste frînări nu sînt întîmplătoare și că ele se moștenesc printr-un locus *S*; deci reacțiile de incompatibilitate sînt inevitabile, fiind transmise de celulele generative.

E. M. East și *A. J. Mangelsdorf* (1926) au presupus că acest fenomen s-ar datora unei reacții accelerate de creștere, care epuizează întregul sistem. Ulterior însă, *F. Brieger* (1927) consideră mai degrabă ca și cauză a autoincompatibilității o scădere a vitezei de creștere a tubului polenic, deci o frînare a acestuia.

S. Yasuda (1932) a încercat, prin multiple experiențe, să stabilească natura agentului care declanșează frînarea. Concluzia lui este că o substanță „ovariană”, formată în placentă, determină accelerarea creșterii tubului polenic la o polenizare străină, iar la autopolenizare, frînarea acestuia. Teoria lui este însă incompletă, datorită faptului că el nu pune și problema unei interacțiuni între cei doi parteneri.

E. M. East (1929), pe baza experiențelor anterioare, a elaborat prima teorie, mai cuprinzătoare, cea a imunității. Aceasta a fost în bună parte inspirată de sistemul imunității descoperit la vertebrate. El ajunge astfel la speculația că tubul polenic s-ar comporta ca un parazit intracelular a cărui gazdă ar fi stilul. În acest caz, genele *S* existente acționează ca într-o reacție anticorp-antigen, operînd prin frînarea creșterii.

J. Straub (1948), reluînd cercetările lui *E. M. East* (1940), completează teoria acestuia, demonstrînd că de fapt genele nu acționează atît de simplist, ci ele duc la formarea unor substanțe specifice care, într-o anumită cantitate, vor stimula creșterea tubului polenic. Aceste substanțe de creștere puse la dispoziția polenului nu vor mai fi prezente și în cazul cînd apare o interacțiune între gene. *J. Straub* (1954) și-a modificat ulterior această teorie „de consum”, în special datorită criticilor aduse de *A. Lang* (1949).

D. Lewis (1965) este autorul celei de a doua ipoteze de largă circulație, și anume, teoria „dimer”. Ea se bazează tot pe acțiunea complexului genic *S*, care, în acest caz, ar distribui fiecărei alele *S* o substanță specifică, probabil un peptid cu o compoziție identică, atît în stil, cît și în polen. Aceste peptide vor polimeriza (polipeptide), formînd „dimeri”. Dimerul *S* din tubul polenic nu se va putea combina decît cu un dimer identic din stil, formînd astfel, cu ajutorul unei molecule aleosterice, un „tetramer”. Acesta va acționa ca un reglator genic al unui sistem de inhibiție, declanșînd autoincompatibilitatea.

P. D. Ascher (1966), bazîndu-se pe sistemele operator-reglator imaginate de *F. Jacob* și *J. Monod* (1961), pe cercetările lui *H. F. Linskens* (1965), *K. K. Pandey* (1962), ca și pe ipoteza lui *Talmage* (1959), privind existența unei „unități de sinteză anticorpi ASU”, elaborează un model biochimic de explicare a reacției de autoincompatibilitate. Alela *S* joacă și în acest caz rolul unei gene reglatoare, două dintre ele fiind distribuite în stilul diploid și una pentru fiecare tub polenic. Acest set de reglatori guvernează două sisteme de operoni care controlează metabolismul tubului polenic. Acțiunea poate să aibă loc fie într-un sistem de reacție încetinită *L V O* (low velocity operon) care controlează germinația și pri-

mele faze de creștere ale tubului polenic, folosind rezerva polenului și componentii simpli stilari, ceea ce duce cu timpul la o limitare a creșterii tubului polenic, deci la autoincompatibilitate, fie într-un sistem de reacție accelerată H V O (high velocity operon), în care creșterea tubului polenic prin țesutul stilului este întreținută de metaboliții stilari, rezultând o creștere normală, autocompatibilă. Astfel, un grăuncior de polen ajuns pe stigmat germinază și și metabolizează propriile substanțe de rezervă iar apoi pe cele din stigmat. În acest moment produșii de reglare din stil (cuplul alelele S) difuzează în tubul polenic unde se găsește produsul alelei reglatoare din polen. În cazul în care produșii sînt identici, cele două molecule unite vor forma un dimer represor, care se va atașa unui operator din sistemul H V O, pe care îl va scoate din acțiune. Deci sistemul L V O va continua să funcționeze pe baza rezervelor din polen cu o viteză scăzută, pînă la totala epuizare, rezultînd un tub polenic inhibat. În cazul în care produșii de reglare a tubului sînt diferiți față de ambele substanțe de reglare din stil (cuplul de alele S), nu se va mai putea forma dimerul represor, neexistînd monomeri omologi. În acest moment un represor intern al sistemului H V O acționează asupra unui operator al sistemului L V O, scoțîndu-l din acțiune. Rezultă că sistemul H V O, rămînînd operațional, va pune la dispoziția tubului polenic, prin informația dată unei enzime, necesarul de metaboliți pentru creșterea compatibilă. Acest sistem operațional este inițiat de timpuriu, încă din primele stadii de formare a tubului polenic și are ca scop reglarea creșterii acestuia la niște rate caracteristice particularităților metabolismului.

Rezultatele unor experiențe ulterioare privind participarea unor aminoacizi din stil în reacția de incompatibilitate (*H. F. Linskens și J. Tupy, 1966*), schimbarea diferențiată a căilor de sinteză a proteinelor și sensibilitatea la căldură a reacției (*Gonai și Hinata, 1971; W. A. Kendall și J. Taylor, 1971*), sensibilitatea genei reglatoare la inactivare prin mutații, folosind radiațiile (*D. de Nettancourt și R. Ecochard, 1968; D. de Nettancourt 1969, 1972*) pot fi ușor explicate pe baza acestei teorii.

Alte cercetări vin, de asemenea, în sprijinul teoriei lui *P. D. Ascher (1969)* privind acțiunea unor enzime. Acțiunea acestora este diferită în stilurile autopolenizate și cele compatibile, atît sub aspectul glucanhidrolazei (*H. F. Linskens și colab., 1970*), cît și prin sensibilitatea izoenzimică la temperatură (*K. K. Pandey, 1972*) și efectele unor inhibitori specifici (*P. D. Ascher, 1971*).

H. W. Kroes (1973), inspirat de aceste date, a enunțat o teorie enzimatică privind polenizarea incompatibilă. După părerea lui, diferite

tipuri de polen cu alele S_x sau S_y ar putea să difere mai degrabă prin lipsa unei enzime decât prin una pe care o produce. Acești grăunciori de polen vor fi capabili să elaboreze întreaga gamă de enzime, cu excepția acelei caracteristice alelei S_x sau S_y . Stilul fiind diploid, va conține ambele alele S_x și S_y , care formează complexul proteic P_x-N-P_y , unde N este substanța necesară creșterii tubului polenic. Pentru obținerea acesteia este însă absolut necesară prezența enzimelor E_x sau E_y , care să elibereze substanța N din complexul proteic. Întrucât nici alelele din stil S_xS_y nu posedă aceste enzime, nici polenul S_x sau S_y nu va fi capabil să le sintetizeze. Deci, prin recunoașterea alelelor de același tip din polen și stil ($S_x \times S_xS_y$ sau $S_y \times S_xS_y$) complexul proteic va rămâne nedescompus, lipsind enzimele E_x sau E_y , iar tubul polenic va fi frânat în creșterea sa.

Dacă aceste teorii au încercat să explice autoincompatibilitatea pe baza unor parteneri comuni, studiile lui *D. R. Sampson* (1962) s-au preocupat de găsirea unei explicații pentru incompatibilitatea manifestată între diferite specii. El imaginează un mecanism cu ajutorul căruia grăunciorii de polen se recunosc în cadrul a două areale cu structură complementară, „arealul genelor S ” și „arealul species”. Astfel, incompatibilitatea intraspecifică ar rezulta din combinația în „arealul alelelor S ”, iar cea interspecifică este condiționată de o combinație în „arealul species”. *F. M. Burnet* (1971), preluând această idee, a adaptat-o unei teorii imunologice, care se bazează pe fragmentele B (variabile) și C (constante), asemănătoare segmentelor din moleculele de imunoglobulină. Segmentele C sînt diferite de la o specie la alta și sînt echivalente cu „arealul speciei”, iar cele V sînt corespunzătoare „arealului alelelor S ”. O recunoaștere de tipul $C-C$ poate duce la compatibilitate numai dacă nu acționează asociația $V-V$. Absența $C-C$ va fi tradusă în incompatibilitate la fel ca și cea $V-V$.

J. Harrison (1975) presupune că formularea unei teorii unitare care să explice toate formele de incompatibilitate este încă, probabil, greu de găsit, rămînînd ca interpretarea incompatibilității să se facă de la caz la caz, pe baza teoriilor deja cunoscute.

9.9. INVINGEREA AUTOINCOMPATIBILITĂȚII

Pentru studiile privind autoincompatibilitatea, planta-test ideală a fost descrisă de *D. Lewis* (1948) și ea ar trebui să îndeplinească următoarele condiții: valoare agroeconomică mare; stare diploidă; absența posibilității de inducere a pseudo-autofertilității; stil suficient de larg pentru efectuarea de analize biochimice; suprafață

stigmatică suficient de mare, pentru a putea aplica un număr mare de grăunciori de polen; reacție incompatibilă ușor de detectat prin analiza creșterii tubului polenic în stil; un număr mare de ovule în ovar, cu tendințe spre o partenocarpie naturală; cromozomi mari, ușor de observat, posibilitatea de folosire a unor markeri în stabilirea locusului S; posibilități de poliploidizare; capacitate de multiplicare vegetativă (clonare).

Desigur, astfel de plante ideale nu există.

Plantele mai frecvent folosite în încercarea de „spargere” a barierei autoincompatibilității sînt *Lilium* (avînd un stil larg), *Trifolium* (relativa absență a pseudocompatibilității), *Petunia* (cu număr mare de semințe), *Oenothera* (cromozomi mari) și *Lycopersicum* (valoare mare agricolă și capacitate bună pentru înmulțire vegetativă).

Despre importanța inducerii autocompatibilității la culturile autoincompatibile se poate consemna faptul că ea contribuie în mare măsură la selecția și ameliorarea în direcția unor valori agronomice care nu ar fi putut fi niciodată exprimate pe calea ridicării gradului de heterozigoție la indivizii cu polenizare încrucișată.

Învingerea autoincompatibilității poate fi făcută pe două căi: fie prin modificarea condițiilor genice sau prin modificarea condițiilor de mediu (J. Straub, 1958).

9.9.1. MODIFICAREA CONDIȚIILOR GENICE

Încercări în acest domeniu s-au făcut cu gene modificatoare, care să schimbe acțiunea genei S, dar din păcate fără succes (F. Brieger, 1924; J. L. Brewbaker și S. T. Natarajan, 1960).

Procesul de frînare este dependent de reacția cantitativă a genelor S și s-ar putea ca prin poliploidizare să se ajungă la îmbunătățirea fertilității, datorită unei participări mai reduse a genelor S (J. Straub, 1941; D. Lewis, 1943; J. L. Brewbaker și N. Shapiro, 1959). Un efect identic ar putea să-l aibă și folosirea de grăunciori diploizi, cu efect favorabil chiar și la heterostile (K. Esser, 1953). Experiențele lui D. de Nettancourt (1969) nu au răspuns favorabil în această direcție.

Mutațiile spontane ce apar în natură pot duce, de asemenea, la o pierdere unilaterală a activității genelor S din polen sau stil. Acest fenomen, chiar dacă se întîmplă, scapă atenției ochiului omnesc (D. Lewis, 1948, 1951; D. Lewis și L. K. Crowe, 1958).

Mutațiile artificiale, datorate iradierii cu raze Roentgen au adus unele succese în încercarea de a obține forme autocompatibile din

indivizi incompatibili (D. Lewis, 1949, 1961). D. Lewis și L. K. Crowe (1954) au reușit inducerea unor mutații duble atât în polen, cât și în stil, transformând o formă de *Prunus avium* autoincompatibilă într-o formă autocompatibilă cu productivitate sporită față de forma inițială. Rezultate asemănătoare a obținut și K. K. Pandey (1956) la specia *Trifolium*, dar planta obținută nu s-a păstrat.

Încercările făcute pe *Petunia*, *Oenothera* și *Lycopersicum*, prin inducerea unor mutații în stil sau în polen nu au dat satisfacții pînă în prezent (D. R. Davies și E. T. Wall, 1961; N. G. Hogenboom, 1968; D. de Nettancourt și R. Ecochart, 1968; D. de Nettancourt, 1969).

9.9.2. MODIFICAREA CONDIȚIILOR DE MEDIU

Dacă pînă în prezent nu s-au obținut rezultate remarcabile privind modificarea bazei genice, nu același lucru se poate spune și despre înfrîngerea autoincompatibilității prin modificarea condițiilor de mediu.

La plantele care manifestă autoincompatibilitate doar într-un anumit sector de țesut, de exemplu numai în zona stigmatului, prin îndepărtarea acestuia se poate ajunge la fructificare (M. Kroh, 1956; B. Christ, 1959). Sugestive în acest sens sînt experiențele lui J. Straub (1947) care, îndepărtînd stigmatul sau porțiuni din stil, a obținut o reacție autocompatibilă prin polenizarea acestor porțiuni decapitate.

Polenizarea unor stiluri nemature ar putea, de asemenea, avea succes, pe de o parte pentru că ele nu au ajuns la creșterea deplină și deci sînt mai scurte și apoi pentru că mecanismul de frînare nu funcționează încă din plin, stilele fiind nedezvoltate (J. Straub, 1958). Deși în aceste stile tinere creșterea este încetinită față de cele mature, din cauza unei insuficiente aprovizionări cu substanțe nutritive, lungimea realizată în stilele scurte (nedezvoltate) ar putea fi suficientă pentru străbaterea drumului pînă la ovar. Creșterea tuburilor polenice autoincompatibile în stilele tinere ar putea fi stimulată și prin aplicarea înainte de polenizare a unei secreții de pe stigmatul mature (E. M. East, 1934).

Prin infiltrarea unor soluții apoase sau numai a apei distilate în stilele autopolenizate (*Petunia*), reacția de autoincompatibilitate a putut fi slăbită printr-o așa-zisă înmuiere a principiilor de frînare (H. F. Linskens, 1955).

Temperatura este principalul factor utilizat în înfrîngerea barierelor de autoincompatibilitate. Au fost folosite cu succes tempe-

raturile joase (5—10°C), dar și cele ridicate (de peste 30°C), obținându-se în ambele cazuri îmbunătățiri substanțiale în procesul de fecundare. Tratamentele cu apă caldă la 50°C, aplicate stilului și stigmatului înainte de polenizare, au dus, de asemenea, la fructificare (D. Lewis, 1942; C. E. Townsend, 1965, 1966, 1968, 1969; C. E. Townsend și L. R. Benner, 1973; W. A. Kendall și N. L. Taylor, 1969; W. A. Kendall, 1968, 1973; M. F. Nasrallah și colab., 1970; P. Gibson și Chi-Chang-Chen, 1973).

Repetarea polenizării la un interval de 3—4 ore poate duce la o apropiere mai mare a tuburilor polenice de ovar. Se presupune că în acest caz substanțele de frînare ce se găsesc în stil ar fi oarecum „epuizate” după prima polenizare și astfel cea de a doua ar avea șanse mai mari de reușită (J. Straub, 1958).

Înfometarea unor plante, în special cele cu înmulțire vegetativă, ar obliga planta să facă eforturi suplimentare și să caute să-și înfringă propria autoincompatibilitate (Stout, 1923).

Folosirea unor substanțe de creștere ca: auxină, giberelină (S. L. Emsweller, N. W. Stuart, 1948) sau a unor ioni de calciu (B. H. Kwack, 1965) ar ajuta, de asemenea, la creșterea tubului polenic pînă la ovar. Majoritatea cercetărilor care au urmat nu au dat rezultatele scontate pe această cale (R. C. Leffel și A. I. Muntjan, 1970; H. F. Linskens și colab., 1973; C. W. M. Barendse și colab., 1970).

Folosirea razelor Roentgen (H. F. Linskens și colab. 1960; J. E. Hopper și S. J. Peloquin, 1968) și a ultravioletoarelor (S. Kumar și A. Hecht, 1965) sînt astăzi cele mai moderne metode de inducere a autocompatibilității.

Rezultate pozitive s-au obținut în special prin aplicarea iradierii imediat după polenizare. Această iradiere inactivează alelele S din stil, astfel că producția de anticorpi nu va mai avea loc. Cînd polenizarea s-a făcut la 20 de ore după iradiere, ea nu a mai avut efect, deoarece, observa D. de Nettancourt (1969): „efectul iradierii nu este total, iar inactivarea este numai temporară”, locusul S fiind afectat numai în cele cîteva ore după tratament.

În funcție de dozele de radiație emise, efectele pot fi fiziologice sau genice. Efectele fiziologice sînt remarcate în urma unor iradiieri cronice sau acute. Iradierile cronice aplicate plantei nu afectează decît în mică măsură mecanismul autoincompatibilității, permițînd unor tuburi polenice (*Lycopersicum*) de a scăpa de bariera incompatibilă (D. de Nettancourt și R. Ecochard, 1968). Prin iradiieri acute se obțin efecte complexe asupra fiziologiei incompatibilității. Astfel, folosind raze X de 2000 rad, H. F. Linskens și colab. (1960) au îmbunătățit cu peste 50% fertilitatea la *Petunia*. Rezultate si-

milare au fost obținute de J. E. Hopper și S. J. Peloquin (1968) la *Lilium*, folosind doze de 6000—24.000 rad.

Efectele genice pot fi traduse în reacții reversibile și mutații stabile. Pierderea temporară a activității locusului S în urma iradierii, manifestată prin pseudocompatibilitate, a fost studiată de D. Lewis (1951) și K. K. Pandey (1959) și a fost ulterior mult folosită la specia *Trifolium* (R. C. Leffel, 1963; R. C. Leffel și R. A. Barandon, 1968; R. C. Leffel și A. J. Muntjan, 1970). Acest efect (mutație reversibilă) este datorat probabil unei permutări a locusului S, care după un număr de diviziuni celulare revine la starea alelomorfă inițială (D. de Nettancourt, 1969).

Cercetările în aceste domenii fiind în curs de desfășurare, rămâne ca rezultatele viitoare să stabilească care din ele au eficiență mai mare în realizarea visului mult dorit de a transforma formele autoincompatibile în plante compatibile, cu potențial sporit în producție.

9.10. INCOMPATIBILITATEA ȘI AMELIORAREA PLANTELOR

Incompatibilitatea este rezultatul selecției naturale pentru prevenirea consanguinizării și asigurarea unei alogamii cât mai perfecte. K. Mather (1942) arată că țesutul diploid al stilului la angiosperme constituie o „sită” care face ca toate sistemele de incompatibilitate să fie cât mai eficace, pentru a împiedica autopolenizarea la plantele superioare. Uneori, incompatibilitatea este mai eficientă pentru asigurarea alogamiei decât o dioicie strictă.

Cît privește compatibilitatea încrucișărilor, ea crește în raport cu numărul de alele care controlează fenomenul. Dacă în cazul unui control trialelic numai jumătate din împerecheri sînt compatibile, în prezența a cinci sau mai multe alele, compatibilitatea crește peste 90%. Sistemele multialelice s-au dovedit a fi deci mai eficace și, în consecință, capabile să producă cantități mai mari de semințe la plantele sălbatice, și îndeosebi la cele de cultură. Această caracteristică a incompatibilității, respectiv a compatibilității, privitoare la rolul diferitelor condiții de mediu și a poliploidiei asupra acestor fenomene, a făcut ca amelioratorii de plante să devină interesați în această problemă și anume, în posibilitatea substituirii, permanent sau temporar, a unui sistem de împerechere natural al unor specii cu un sistem care corespunde mai bine scopului urmărit. O astfel de necesitate s-a ivit la anumite soiuri de pomi fructiferi care sînt autoincompatibile. Pentru fructificare se impune a se planta în aceeași livadă mai multe soiuri de pomi din aceeași specie, care

sînt compatibile între ele. Polenizarea încrucișată este asigurată de către albine. În caz de timp nefavorabil, activitatea albinelor se reduce evident și cu aceasta și recolta de fructe. E ușor de imaginat ce importanță prezintă găsirea și introducerea în cultură a unor soiuri autofertile. Producția lor nu ar fi condiționată de zborul albinelor și s-ar putea planta o livadă cu același soi. De exemplu, la *Prunus domestica*, soiurile autocompatibile sînt mult mai productive decît cele autoincompatibile.

9.10.1. PSEUDOAUTOFERTILITATEA ȘI PSEUDOCOMPATIBILITATEA

Pseudoautofertilitatea (PAF) a fost descrisă pentru prima dată astfel: „În anumite condiții, pe care încă nu le înțelegem, un tub polenic, purtător al unui factor de sterilitate (autoincompatibilitate) ocazional, este capabil să penetreze printr-un stil, purtător al aceleiași factor, suficient de rapid pentru a ajunge să fecundeze ovarul la timp, înainte ca oosferele să se dezintegreze, rezultînd astfel un foarte redus procent de semințe” (*R. D. Williams și R. A. Silow, 1933*).

K. K. Pandey (1959) clasifică cauzele PAF în: întîmplătoare, artificiale și genice, iar *T. Denward* (1963) conchide: „Un sistem incompatibil acționează diferențiat, în funcție de diversele cerințe, putînd intra în acțiune (sau se poate intensifica) ca rezultat al unei reproduceri complete (autopolenizare autoincompatibilă) sau poate slăbi pînă la gradul de autofertil pe calea segregării genice și a selecției genelor modificate”.

Pseudocompatibilitatea cuprinde pseudoautofertilitatea și pseudoalofertilitatea, adică acele cazuri cînd are loc o autopolenizare sau o alopolenizare între plante cu aceleași alele *S*. Acest fenomen apare de obicei în urma polenizărilor dirijate de om și este dependent de unele condiții de mediu, cum sînt: lumina, temperatura, umiditatea, precum și în prezența unor substanțe de creștere.

Dintre procedeele care facilitează pseudocompatibilitatea menționăm: polenizarea plantelor în stadiul de boboc, pentru că reacția de inhibare a florii nemature este mai slabă; polenizarea către sfîrșitul sezonului favorabil, de pildă, spre sfîrșitul toamnei, cînd reacția de incompatibilitate scade, datorită unui metabolism mai puțin activ; creșterea hormonilor și o slăbire a concentrației de acid horic; altoirea; rănirea sau decapitarea stilului; favorizarea pierderii capacității unor alele ale incompatibilității de a induce acest fenomen; producerea unor mutații la locusul *S*, care reduc din capacitatea de incompatibilitate a unor alele.

Prin astfel de procedee de influențare a condițiilor de mediu, a fenotipului și a genotipului se realizează o pseudocompatibilitate la autopolenizare sau la polenizarea între plante cu alele *S* identice. Aceasta a permis, printre altele, obținerea de linii consanguinizate la câteva dintre principalele specii autoincompatibile: *Brassica oleracea*, *Raphanus sativus*, *Beta vulgaris* ș.a., specii la care fecundarea încrucișată este predominantă, iar incompatibilitatea este controlată de sistemul sporofitic. La acest grup de plante, în urma autofecundării, numai 1—2% dintre ele manifestă autocompatibilitate, iar 20—30% se comportă ca potențial compatibile.

9.10.2. PSEUDOAUTOFERTILITATEA LA TRIFOIUL ROȘU

Pseudoautofertilitatea (PAF) la trifoiul roșu se limitează la realizarea unui mic procent de semințe legate, ca rezultat al depășirii barierei incompatibilității la autopolenizare. Semințele obținute prin PAF nu conferă însă descendenței particularități genice autoincompatibile, rămânând în continuare la același grad de ploidie, fertilitate și incompatibilitate. Totuși, datorită unor mutații ce pot avea loc în locusul *S* sau printr-o segregare întâmplătoare sau indusă, s-ar putea crea pe calea selecției genice și un material autofertil (K. K. Pandey, 1956). Punerea în evidență a PAF întâmplătoare rămîne însă o realitate dificilă, deoarece în cazul apariției ea se pierde de obicei neobservată. De aceea, majoritatea cercetărilor s-au orientat spre inducerea artificială a PAF în scopuri practice sau pentru studiul fiziologic și biochimic al fenomenului (M. Kroh și H. F. Linskens, 1963; R. C. Leffel, 1963; R. C. Leffel, A. I. Muntjan, 1970; C. E. Townsend, 1965, 1966, 1968, 1970, 1971; H. F. Linskens, 1975).

Se constată că PAF la trifoiul roșu prezintă o mare variabilitate individuală. Chiar și în cadrul aceleiași soi (R. C. Leffel, A. I. Muntjan, 1970), plantele cu o fertilitate naturală crescută prezintă și un grad crescut de PAF (D. Pamfil, 1977, 1978). Aceasta s-a putut pune în evidență prin aplicarea diferitelor metode de autopolenizare (consanguinizare). Se constată astfel că metoda „tripingului” (autopolenizare forțată) este o măsură mai severă ca „rollingul” (autopolenizare prin scuturarea capitulelor), asigurând un procent mai scăzut de plante PAF, dar totuși superior autopolenizării spontane (prin izolarea capitulelor). În toate aceste cazuri, PAF a fost superioară în cazul plantelor cu fertilitate naturală mai crescută. Se remarcă, de asemenea, că procentul de plante PAF a fost mai mare

la tetraploizi decît la diploizi (*D. Pamfil, 1977; C. Panfil, M. Savatti, M. Rühlig, 1978*).

R. C. Leffel (1963) a pus în evidență și variația sezonală a PAF, iar *W. E. Davies* și *N. R. Young* (1966) pe cea geografică. Ei constată că ecotipurile mediteraneene de trifoi roșu prezintă o PAF crescută la latitudini nordice și spre sfîrșitul sezonului optim, cînd plantele se pare că fac eforturi suplimentare pentru a-și asigura perpetuarea. Totuși, nici influența factorilor climatici nu poate fi exclusă, ei acționînd fie direct, prin intermediul temperaturii, umidității, luminii, vîntului etc., fie indirect, prin favorizarea sau defavorizarea polenizatorilor (*D. Pamfil, 1977*).

Singurele experiențe încununate de succes în dirijarea sporirii PAF sînt cele cu tratamente termice, aplicate la înflorire sau pe toată perioada antezei. Astfel, prin menținerea la o temperatură constantă de 32°C a plantelor de trifoi roșu diploid, *R. C. Leffel* (1963) a reușit creșterea procentului de semințe PAF de la 0,75 la 20,25%. Cercetările acelorași autori (*R. A. Brandon* și *R. C. Leffel, 1968*) au demonstrat că această PAF crescută indusă s-a manifestat și în clonele de descendență. Studii ulterioare (*C. E. Townsend, 1971*) făcute pe trifoiul diploid arată că tratamente de chiar numai o zi sau două cu temperatură constantă de 32°C au mărit procentul de PAF, conducînd în cîteva cazuri pînă la schimbarea reacției de incompatibilitate de la autoincompatibilitate la autocompatibilitate. Aceste rezultate vor trebui însă verificate și urmărite pe parcursul a mai multor generații, pentru a trage o concluzie definitivă privind rolul temperaturii în învingerea autoincompatibilității.

Studiile genetice care au aprofundat acest domeniu demonstrează că sensibilitatea la temperaturi crescute este reală și că ea este datorată unor gene dominante, notate cu *T*, nealele la locusul *S*. Gena *T* este considerată suficientă pentru a da un răspuns PAF la temperaturi ridicate (32—37°C), dar nu și în transmiterea caracterului autofertil la urmași (*C. E. Townsend, 1970*).

Mult mai intens cercetate au fost posibilitățile de influențare a PAF prin mijloace chimice. S-au pus mari speranțe în acțiunea unor hormoni de creștere în direcția unei stimulări mai rapide a creșterii tubului polenic prin „zona incompatibilă” sau a compensării acțiunii unor presupuși inhibitori ai acestora. Stropirile sau tratamentele cu auxine, citochinine, gibereline etc., în diferite concentrații, nu au fost convingătoare, obținîndu-se cel mult un efect direct de stimulare fiziologică a creșterii și, adesea, chiar o inhibare puternică (*R. C. Leffel, A. I. Muntjan, 1970; C. Goia, 1978*).

Rezultate neconcludente au fost obținute și cu alte substanțe, ca: acidul boric, azotatul de calciu, glicina, ciclohexamida, colchicina, sulfatul de magneziu, extractul enzimatic de drojdie sau apa fierbinte (R. C. Leffel, A. I. Muntjan, 1970; J. L. Brewbaker, B. H. Kwack, 1963, 1964; H. F. Linskens, 1964; W. A. Kendall, 1960, 1965, 1967, 1968; C. Goia, 1978).

Unele rezultate promițătoare s-au obținut prin polenizarea repetată, în speranța ca la o a doua sau a treia autopolenizare se va obține o „slăbire“ a factorilor incompatibili, aceștia manifestând o oarecare „indulgență“ (I. Straub, 1958; R. C. Leffel, A. I. Muntjan, 1970; C. Goia, 1978).

Încercări au fost făcute și pe calea poliploidizării trifoiului roșu diploid, în speranța unei îmbunătățiri și a PAF datorită unei participări cantitative mai reduse a genelor *S* (D. Lewis, 1943; J. L. Brewbaker și N. Shapiro, 1959; C. Panfil, 1977). Astfel, în cazul soiului Select-tetra, rezultat din autopoliploidizarea soiului Select 1 (diploid), C. Panfil și colab. (1977) au obținut un material cu o PAF crescută.

Singura cale certă de asigurare a unei PAF crescute, mergând pînă la transformarea în autofertilitate naturală totală, rămîne metoda de inducere de mutații care să ducă la pierderea totală sau parțială a locusului *S*. Această cale este însă poate cea mai grea de urmat, atît datorită imposibilității de dirijare exactă a acțiunii factorilor mutageni, precum și datorită acțiunii letale care ar putea avea loc în caz de reușită. S-au făcut experimentări cu raze Roentgen, infraroșii, ultraviolete, particule gama etc., dar încă fără rezultate. Trebuie menționat totuși succesul lui K. K. Pandey (1956), care cu ajutorul razelor Roentgen, în doze acute, a reușit să inducă la trifoiul roșu mutații PAF reversibile și chiar mutante autofertile stabile, dar din păcate acest ultim material nu a supraviețuit.

Odată cu intrarea în arenă a cercetărilor *in vitro*, s-a creat un nou reviriment în studiul incompatibilității, în general, iar rezultatele pozitive nu s-au lăsat așteptate. Rămîne ca și trifoiul roșu să beneficieze mai mult de aceste tehnici, care, alături de celelalte care au mai dat rezultate pînă în prezent (acțiunea favorabilă a temperaturii crescute, polenizările repetate, inducerea de mutații), să ducă spre reușita mult așteptată.

Nu trebuie însă pierdută din vedere nici posibilitatea că experiențele care nu au dat încă rezultate *in vivo* totuși să reușească în cadrul unor noi condiții.

CAPITOLUL X

DIRIJAREA SEXELOR

Problema dirijării sexelor este visul, dorința și preocuparea multor biologi. Realizarea acestui deziderat este încă departe de ceea ce se intenționează. Cauza rezidă, în primul rînd, în complexitatea fenomenului de sexualizare. Din cele prezentate în capitolele anterioare apare evident că determinarea și diferențierea sexelor prezintă încă multe necunoscute, numeroase incertitudini. Cu toate acestea, sîntem în posesia unor adevăruri care permit să se spere că omul va reuși să dirijeze sexul la unele animale și plante care prezintă interes economic. Cunoscînd inegalitatea morfologică foarte pronunțată dintre indivizi cu sex diferit, la multe specii de animale domestice (taurine, ovine, păsări, viermi de mătase), se poate imagina, de exemplu, cîte tone de unt și de carne, ce cantități de ouă sau ciți metri de țesături de lînă și de mătase s-ar putea obține în plus dacă s-ar reuși să se dirijeze nașterea unor indivizi cu sexul dorit. Ce realizare remarcabilă ar fi dacă s-ar reuși ca la unele specii de pești valoroși cum sînt sturionii sau salmonidele, să se poată înmulți exemplarele de sex femel care sînt mai mari decît masculii și produc valoroasele icre negre și icrele de Manciuia.

Cunoașterea multiplelor ipoteze privitoare la determinarea și diferențierea sexelor sugerează tot atîtea posibilități de intervenție a omului, cu ajutorul unor factori fizico-chimici sau biochimici, în repartiția cromozomilor sexului, în timpul formării celulelor sexuale, în timpul combinării lor și chiar în procesul de ontogeneză a individului. Acceptarea bipotențialității sexuale a indivizilor, cazurile de schimbare a raportului dintre sexe, de redeterminare a sexului, ca și constatarea că realizarea în ontogeneză a unui sex sînt rezultatul acțiunii combinate a factorilor interni genici și a factorilor mediului exterior, sînt premisele dezvoltării acestei probleme cu importanță economică de necontestat.

Dintre mutiplele aspecte ale dirijării sexului interesează în pri-

mul rînd, încercările și rezultatele obținute în schimbarea raportului natural dintre sexe și apoi experiențele de redeterminare a sexului sub acțiunea unor factori ai mediului extern.

10.1. SCHIMBAREA RAPORTULUI NATURAL DINTRE SEXE (SEX-RATIO)

Pe baza a numeroase date statistice s-a stabilit că numărul de indivizi masculi și femeli din cadrul unei specii monosexuate este, în general, egal. De exemplu, procentul indivizilor de sex mascul la cîteva specii este de: 51 la om, 52 la cal, 49 la măgar, 50—51 la cornute mari, 49 la oi, 51 la porci, 56 la cîine, 49 la găini, 50 la rațe, 50 la porumbei, 50 la șoareci, deci segregarea după sex variază în jurul raportului de 1 : 1. Același raport este valabil și la plantele dioice.

Proporția celor două sexe se realizează prin mecanismul cromozomal care asigură determinarea și diferențierea sexelor. De exemplu, la speciile cu determinare sexuală tip *Drosophila*, masculii produc în cantități egale două feluri de spermatozoizi: unii care conțin cromozomul X și alții cu cromozomul Y, în timp ce femelele produc numai un singur tip de ovule, adică toate cu cromozomul X. Dacă cele două tipuri de spermatozoizi sînt apți pentru fecundare vor rezulta zigoti cu cromozomii XX, din care se vor dezvolta femele, și zigoti cu XY, din care se vor dezvolta masculi, într-un raport constant de 1 : 1 între indivizii de sex femel și cei de sex mascul.

Pentru stabilirea raportului dintre sexe se calculează procentul de masculi într-o populație sau se împarte numărul de masculi la numărul de femele din aceeași populație. În acest din urmă caz, un sex-ratio de 103 arată că în populația studiată se nasc 103 masculi pentru fiecare 100 de femele. În ambele cazuri de stabilire a sex-ratio, raportul dintre sexe este același.

Considerînd ca punct de plecare momentul cînd se stabilește raportul (sex-ratio) dintre sexe, acesta poate fi primar, secundar sau terțiar.

Sex-ratio primar este cel care se realizează în momentul fecundării. Posibilitățile de stabilire a raportului dintre sexe în acest moment sînt practic imposibile. La om, prin folosirea ca indicator a cromatinei sexuale în stadiile timpurii de dezvoltare ale embrionului se va identifica, cu mult înainte de naștere, raportul dintre sexe, fără a pretinde că reprezintă sex-ratio primar, pentru că pînă la deter-

minarea sexului sau pînă la naștere mulți zigoți pier în această etapă, iar unii embrioni și fetoși sînt avortați înainte de a le cunoaște sexul.

Sex-ratio secundar este raportul stabilit în momentul nașterii indivizilor. Cu toate că nu se cunoaște sex-ratio primar, se presupune că numărul embrionilor de sex mascul avortați sau născuți morți este considerabil mai mare decît al celor de sex femel. De pildă, se presupune că la om, raportul primar ar fi 110, iar raportul secundar este 106 pentru albi și 103 pentru negri în SUA, 113 în Grecia și 101 în Cuba.

Sex-ratio terțiar se referă la raportul stabilit la diferite vîrste. La om se stabilește de obicei la vîrsta cînd copiii devin independenți față de părinți. Comparativ, sex-ratio la diferite vîrste prezintă un sistematic declin cu vîrsta. La om, raporturile aproximative sînt următoarele:

la naștere —	106
la 18 ani —	100
la 57 ani —	95
la 67 ani —	70
la 87 ani —	50
la 100 ani și mai mult —	21.

Sex-ratio pe vîrste, în Anglia și Wales, în anul 1960, este redat în fig. 10.1.

Tot la om, mortalitatea sub un an este cu 1/3 mai mare printre băieți decît printre fete (SUA, 1961), iar mortalitatea mai timpurie

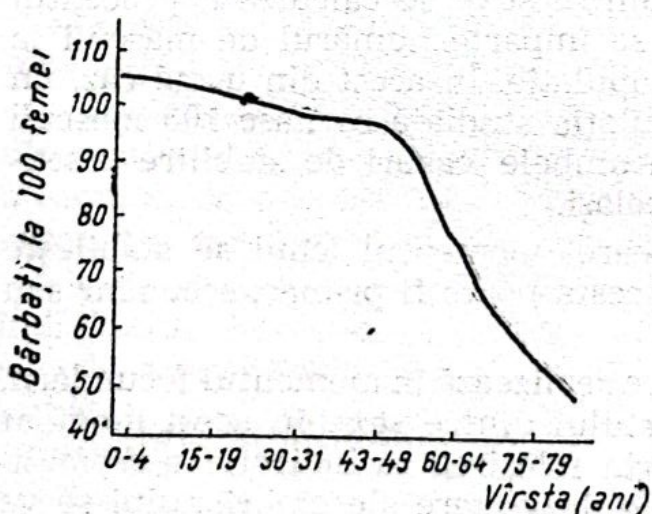


Fig. 10.1. Sex-ratio pe vîrste în Anglia și Wales în anul 1960 (după A. S. Parkes, 1971).

a masculilor persistă toată viața. În afară de alte cauze sociale, aceasta se explică și printr-un „control-genic”. Se poate ca gene recesive letale înlănțuite cu cromozomii sexului, ca rezultat al unor mutații germinale sau somatice, să apară numai la masculi, unde se pot exterioriza și cînd sînt în stare hemizigotă, adică numai pe unul dintre cei doi cromozomi ai sexului (X sau Y). Cînd aceeași mutație apare

pe numai unul din cei doi cromozomi ai sexului (XX) de la femele nu se manifestă, fiind în stare heterozigotă.

În cele ce urmează vor fi prezentate *cîteva din cauzele generale ce pot schimba sex-ratio la om și la alte organisme.*

La om, sex-ratio poate fi modificat de următoarele situații:

Mamele mai în vîrstă (peste 45 de ani) nasc mai puțini băieți decît mamele tinere, deoarece mamele în vîrstă avortează spontan mai frecvent, iar cei avortați sînt adesea de sex mascul. Una dintre multiplele explicații ale acestui fenomen este și aceea că se pierde un cromozom al sexului în diviziunile mitotice inițiale ale zigotului, care poate să afecteze una dintre celulele-fiice. Dacă cromozomul pierdut a fost X și zigotul a avut formula XY, apare fenomenul de letalitate, care se concretizează prin avortarea embrionilor sau fetușilor de sex mascul. Cînd cromozomul X pierdut este de la un zigot cu formula XX se poate naște o femelă. Cînd la un zigot cu XY se pierde un cromozom Y se poate naște o femelă în loc de mascul. Parte din aceste anomalii care apar se pot explica și prin creșterea fenomenului de nondisjuncție ce apare în meioză la mamele în vîrstă (aparitia de zigoti de tipul XXY ce dau naștere la femele viabile, în timp ce zigotii de tipul YO adesea pier înaintea de naștere).

Nu trebuie exclusă posibilitatea că ar fi responsabili pentru acest fenomen și masculii în vîrstă la care s-au observat multe anomalii în diviziunile meiotice care preced formarea spermatozoizilor. Dacă în meioza unei celule cu XY apare nondisjuncția, pot lua naștere patru tipuri de spermatozoizi, și anume: cu cromozomii X, X, XY, O. Primele două tipuri de spermatozoizi, în urma fecundării, vor da naștere la femele, ca și ultimul tip (XO), în timp ce spermatozoizii cu XY vor produce indivizi cu formula XYY, care nu sînt viabili.

Raportul dintre sexe poate fi schimbat și de anumite gene, numite chiar „sex-ratio”. De pildă la *Drosophila*, în unele cazuri, masculii au fost făcuți răspunzători pentru cazurile în care, în descendență, au apărut numai femele, deoarece numai masculii poartă gena „sex-ratio”. Din cauza acestei gene, cei mai mulți cromozomi Y degenerează în timpul meiozei, ceea ce determină formarea numai a spermatozoizilor cu cromozomul X, dînd astfel naștere numai la descendenți de sex femel.

S-au făcut unele constatări în urma observațiilor îndelungate:

- În primele 18 luni de căsătorie, apare un procent mai mare de nou-născuți masculi decît după aceea.

- Proporțional, s-au găsit mai mulți băieți printre copiii legitimi decît printre cei nelegitimi.

- În mediul rural se nasc mai mulți băieți decât în mediul urban.

- Uneori și apartenența părinților la o clasă sau alta poate influența „sex-ratio”. De pildă, în Anglia și Wales, la clasele superioare și mijlocii, „sex-ratio” este de 106,1, la muncitorii calificați de 105,7 și la muncitorii necalificați, de 103,4. Creșterea sex-ratio poate fi asociată, în acest caz, cu starea îmbunătățită de nutriție și fiziologică a mamelor, factori care pot crea un mediu intrauterin favorabil pentru a supraviețui mai mulți băieți.

- Apar diferențe sezoniere: un sex-ratio mai mare (respectiv băieți mai mulți) s-a înregistrat la nașterile din iunie—august, decât în restul lunilor dintr-un an.

- Sex-ratio diferă adesea de la o țară la alta și chiar între regiunile aceleiași țări (fenomen deocamdată inexplicabil).

- Ca o enigmă apare și faptul că sex-ratio secundar crește în perioadele de război și puțin după aceea. Se pare că natura vrea să restabilească proporția dintre sexe, să compenseze numărul de bărbați morți.

- Alte cauze care afectează sex-ratio la animale și la plante:

A. H. Sturtevant (1925) a găsit la *Drosophila affinis* o genă care determină un sex-ratio scăzut.

S. Gershenson (1928) a constatat același lucru la *D. obscura*. Se presupune că la speciile menționate anumiți masculi poartă această genă pe cromozomul X. Din încrucișare cu femele normale rezultă puțini masculi sau niciunul. Jumătate din „nepoți” s-au comportat similar.

A. H. Sturtevant și Th. Dobzhansky (1936) și B. Wallace (1948) au găsit gena respectivă și la alte specii de *Drosophila*. A. H. Sturtevant și Th. Dobzhansky au constatat că la multe meioze un cromozom X se divide la ambele diviziuni meiotice, rezultând câte un cromozom X pentru fiecare din cele patru celule rezultate. Cromozomul Y trece numai la jumătate din celulele rezultate unde, după aceea, adesea, se dezintegrează. Ocazional, unii spermatozoizi pot să conțină ambii cromozomi (X și Y). Rareori se găsesc spermatozoizi fără nici un cromozom al sexului sau numai cu un cromozom Y; aceștia dau naștere, ocazional, la masculi.

C. Malagolowkin și D. F. Poulson (1957) și B. Sakaguchi (1960) au descoperit că la unii indivizi din specia *Drosophila Willistoni* descendențele sînt numai de sex femel. Masculii mor în timpul dezvoltării embrionului, iar cel care mai supraviețuiesc, nu transmit această însușire la urmași. Femelele afectate produc trei categorii de ouă: ouă fecundate care se dezvoltă normal și dau femele, ouă fecundate care se dezvoltă normal și ar trebui să dezvolte masculi

și un număr considerabil de ouă nefecundate. Ouăle care se dezvoltă normal posedă o particulă de tip simbiotic pe care au denumit-o factorul „sex-ratio”. Prin injectarea femelelor normale cu acest factor, după o perioadă latentă de 10—14 zile, ceea ce corespunde unei perioade de creștere a unei particule independente, femelele au început să producă descendenți predominant femeli. Descendenții femeli de la femelele injectate au transmis această însoțire la urmașii lor, tot matroclin și cu aceeași frecvență mărită. Agentul infecțios poate fi izolat și din alte țesuturi ale femelelor adulte care poartă factorul sex-ratio. Recent, s-a descoperit că factorul sex-ratio de la *D. Willistoni* este o spirochetă (probabil din genul *Treponema*), a cărei prezență poate fi demonstrată prin microfotografii electronice ale țesuturilor infectate. Factorul sex-ratio este sensibil la temperatură ridicată, care îl afectează sau îl distruge, rezultând organisme normale. Factorul în cauză este relativ insensibil la genomul cu care este asociat. Ouăle fecundate anormale reprezintă masculi cu XY, care sînt sensibili la factorul sex-ratio.

Un alt fenomen interesant: unii pești tropicali (guppies și platyfish), din aceeași specie, au formule diferite de determinare a sexului. La formele domestice, femelele sînt heterogametice, cu cromozomi ZW, și masculii homogametici cu ZZ; formele sălbatice au femele homogametice cu XX și masculii heterogametici cu XY. Cînd cele două feluri de pești se încrucișează între ei, apare un sex-ratio diferit de 1:1. Cromozomii sexului la masculi pot fi: ZZ, ZX, ZY, XY și YY, iar la femele: ZW, YW, XW, XX. Nu apare nici o combinație WW a cromozomilor sexului (pentru aceasta ar fi trebuit ca ambii părinți să fi fost femele).

În urma încrucișării între XX și ZZ rezultă numai masculi (XZ); încrucișarea între XW și ZX a produs raportul de 1:3.

La încrucișarea între specii de insecte, de păsări și la mamifere, un sex poate să lipsească, să apară într-un procent foarte mic sau să fie steril. În aceste cazuri este afectat de obicei sexul heterogametic; la *Drosophila* este afectat sexul mascul, iar la *Lepidoptera* și păsări, sexul femel.

Din încrucișarea între *D. melanogaster* femelă, și *D. simulans* mascul, au rezultat numai femele, iar din încrucișarea reciprocă au rezultat numai masculi (A. H. Sturtevant, 1921).

La plantele dioice, în general, indivizii de sex femel sînt mai numeroși decît cei de sex mascul. De pildă la *Humulus lupulus* (hamei), N. I. Holubinsky (1939) a stabilit procentul de masculi la trei plante femele diferite, fiecare polenizată cu polen de la mai multe plante masculine diferite sau cu amestec de polen, și anume

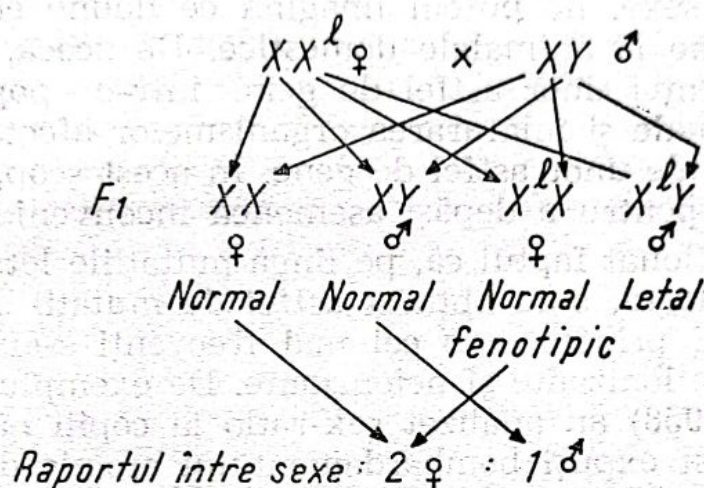
de 10%, 7,4% și 23,9%. C. Correns a găsit un procent de masculi de la 9,8% la 22,8%. H. Kihara și I. Hirayuki (1932) au constatat la *Humulus japonicus* un exces de femele în urma polenizării cu polen abundent.

Un alt exemplu interesant îl prezintă cânepa (*Cannabis sativa*). Ea este o plantă dioică, cu forme masculine de talie mică, care mor imediat după înflorire (bună pentru fibre) și forme femele cu talie mare, care produc sămânță. Plantele cu aspect femel pot avea atât flori masculine cât și flori femele sau pot fi monoice, în timp ce pe plantele cu aspect mascul apar foarte rar flori femele. Prin selecție s-a obținut o „cânepă monoică” de tip femel cu 95% din plante monoice sau hermafrodite și o cânepă „cu maturitate uniformă”, adică forme femele și masculine care ajung la maturitate în același timp. La acest din urmă tip de cânepă, 98% din plante au o creștere de tip femel, cu toate că plantele masculine, femele și dioice (hermafrodite) sînt în număr aproximativ egal. S-a demonstrat astfel că prin selecție sexul poate fi dirijat într-o oarecare măsură. Tot prin selecție s-a demonstrat independența genică a tipului de creștere, a longevității plantelor și a formelor sexuale, deoarece la cânepa cu înflorire uniformă toate cele trei forme de sexualizare au o creștere preponderent de tip femel.

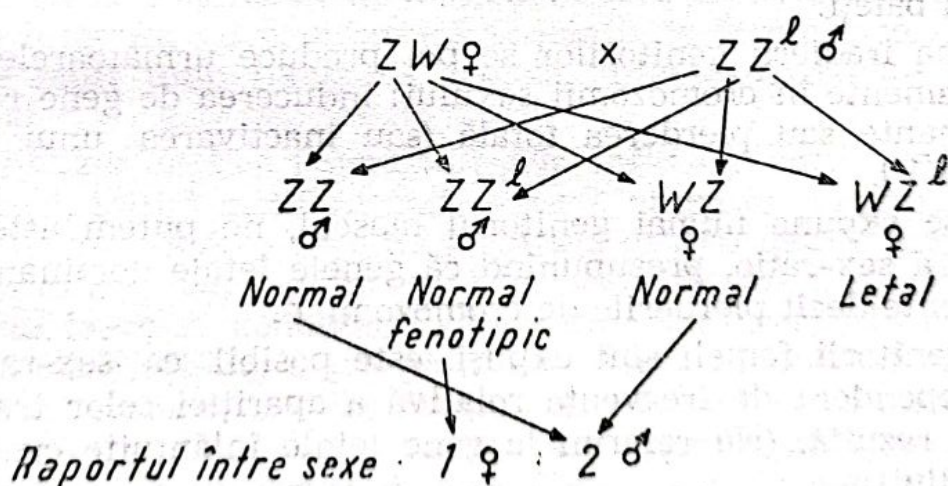
Tot la cânepă s-a constatat o gamă largă de tipuri de plante sub aspectul sexualizării, și anume: de la plante cu un habitus mascul evident cu multe flori femele și puține flori masculine, pînă la plante cu puține flori femele și tipuri monoice, precum și toate tranzițiile de la slab mascul la puternic femel (Grischko, 1937). Astfel de tipuri de o așa mare diversitate au apărut atât la plantele masculine genic cât și la cele femele genic. Pentru explicarea acestui fenomen, V. R. Sengbusch (1942) presupune existența unei serii de alele a factorilor sexului (F) de intensități diferite. Combinația XX sau XY poate să producă același sex fenotipic, depinzînd de gradul fiecărui factor F pe care îl poartă cromozomul X .

Genele letale și semiletale, care sînt înălțuite cu sexul, pot afecta în mod evident sex-ratio. Sînt cazuri cînd genele respective pot schimba raportul dintre sexe într-atît încît un sex poate fi exclus complet în descendență. Astfel de fenomene apar în primul rînd datorită unor gene letale înălțuite cu sexul, care provoacă moartea organismelor în primele stadii de dezvoltare a embrionilor de un anumit sex. Dacă pe cromozomul X al femelei, este o genă letală recesivă, în descendență, jumătate din indivizii de sex mascul pier, iar raportul dintre sexe va fi de $2 \text{ ♀} : 1 \text{ ♂}$. De exemplu, la *Drosophila melanogaster* apare uneori pe cromozomul X al femelei o genă letală recesivă, capabilă să determine caracterul de

aripi crestate. La femelele heterozigote pentru gena respectivă acesta nu se manifestă. În schimb, descendenții masculi care primesc de la mamă cromozomul X cu gena respectivă mor înainte de ecloziune. Ei reprezintă jumătate din numărul masculilor rezultați, ceea ce face ca raportul dintre sexe să devină $2 \text{ ♀} : 1 \text{ ♂}$, așa cum rezultă din următoarea schiță:



La păsări, unde sexul femel este heterogametic, când o genă letală se găsește pe cromozomul Z al sexului mascul atunci raportul dintre sexe va fi de $1 \text{ ♀} : 2 \text{ ♂}$, ca în schița următoare:



Astfel de gene letale înălțuite cu cromozomii sexului care au dus la schimbarea raportului dintre sexe s-au identificat și la alte specii.

Uneori, sînt înălțuite cu cromozomii sexului gene care nu provoacă moartea în stare embrionară a organismelor, ci la o anumită perioadă după naștere sau la o anumită perioadă după ecloziune. Astfel de gene se numesc *gene subletale înălțuite cu sexul*. Ca

exemple putem menționa: albinismul parțial al curcilor, nudismul la găini (lipsa totală a penelor), hemofilia la câini, lipsa părului și a dinților la vite. Se subînțelege că astfel de caractere sînt dăunătoare organismelor afectate, care, în consecință, mor în primele stadii de dezvoltare sau mai tîrziu, fără a fi capabile de reproducere.

Avînd în vedere că acțiunea genelor letale și subletale modifică raportul dintre sexe, ne putem imagina ce daune economice provoacă aceste gene la animalele domestice. De aceea, este necesară depistarea prezenței unor astfel de gene într-o populație (rasă) anumită de animale și înlăturarea organismelor afectate și a femelelor purtătoare ale unor astfel de gene. În acest scop, s-au elaborat diferite metode pentru a depăși asemenea inconveniente.

Trebuie menționat faptul că, pe lângă mutațiile letale și subletale ce apar în natură, s-au obținut astfel de mutații și prin diverși agenți mutageni, printre care cei mai frecvenți s-au dovedit a fi iradierile cu raze ionizante și neionizante. De exemplu, W. J. Schull și J. V. Neel (1958) au analizat sex-ratio la copiii născuți din părinți care au fost expuși bombardamentului atomic din Japonia în cel de al doilea război mondial. Datele au fost grupate în trei categorii: cînd tatăl a fost iradiat, cînd mama a fost iradiată și cînd ambii părinți au fost iradiați. O schimbare a sex-ratio s-a evidențiat în cazul cînd mamele au fost iradiate, în sensul că au apărut mai puțini băieți.

În urma iradierii genitorilor se pot produce următoarele tipuri de deranjamente în cromozomii sexului: inducerea de gene recesive sau dominante sau pierderea totală (sau inactivarea unui cromozom X sau Y).

Dacă se expune numai genitorul mascul, ne putem aștepta la o creștere a sex-ratio, presupunînd că genele letale dominante sînt mai frecvente decît pierderile de cromozomi Y.

Cînd genitorii femeli sînt expuși, este posibil ca sex-ratio să scadă independent de frecvența relativă a apariției celor trei posibilități ce rezultă. (Ne referim la gene letale înlănțuite cu cromozomii sexului).

10.2. INVERSAREA SAU „REDETERMINAREA” SEXELOR

Prin inversarea sexului se înțelege schimbarea sexului inițial al unui organism într-un moment al dezvoltării sale. Schimbarea sexului în ontogeneză poate apare ca un fenomen natural sau în urma

unor experiențe întreprinse în acest scop și se întâlnește atât la nevertebrate și vertebrate, cât și la plante.

Inversarea sau „redeterminarea sexului” nu este o cale radicală de obținere a sexului dorit din punct de vedere economic. Ea se utilizează mai mult experimental și a fost sugerată de unele fenomene care apar întâmplător în natură, cum este fenomenul de freemartinism.

La nevertebrate, schimbarea sexului se realizează sub influența unor condiții de mediu care afectează puternic metabolismul organismelor. Sînt cazuri cînd același individ din specia *Ostrea lurida* (o moluscă) dezvoltă într-un sezon celule sexuale masculine, iar în altul, celule sexuale femele. Nematodul *Paramermis contorta*, cînd este singur, este întotdeauna de sex femel, iar cînd este în grup este adesea de sex mascul.

Un alt exemplu de inversare de sex este la *Bonellia viridis* (un vierme de mare), studiat de F. Baltzer. La specia amintită, femela are un corp rotund de circa 10—20 cm lungime, iar masculul numai cîțiva milimetri lungime. Larva născută din ouă fecundate este nediferențiată ca sex. Diferențierea sexelor se face în funcție de felul de viață al larvelor. Larvele care înoată libere în apa de mare și apoi se fixează pe un suport se transformă în femele. Larvele care trăiesc fixate pe oviductul (trompa) mamei mature devin de sex mascul. Dacă o astfel de larvă se detașează de oviduct mai devreme devine intersex, cu o puternică tendință de feminizare. Dacă larva rămîne mult timp fixată de femelă, intersexul devine un mascul veritabil.

F. Baltzer explică fenomenul prin influența care o exercită asupra larvei, inițial nediferențiată sexual, anumite substanțe secretate de oviductul femel și care au influență asupra determinării sexului. W. Novinski (1934), plecînd de la această ipoteză, a reușit să schimbe sexul larvelor acționînd asupra lor cu extract din oviduct, iar V. Danciakoff (1935) a provocat inversarea fenotipului sexual prin acționarea asupra larvelor cu hormoni femeli sau masculi.

Fenomenul de inversare a sexului apare uneori la gemenii de sex opus, cînd individul de sex femel, sub influența hormonilor elaborați de sexul mascul, suferă puternice modificări spre masculinizare. Fenomenul este frecvent la bovine și se numește freemartinism. Acțiunea dominantă a gonadei masculine este atât de profundă încît chiar progonada embrionului femel este dirijată să dezvolte elemente exclusiv masculine sau intersexe. Deci, produsele masculinizante ale embrionului mascul își imprimă specificitatea lor asupra dezvoltării embrionului genic femel. Cercetări recente au emis ipoteza că acțiunea dominantă a gonadei masculine asupra

celulei feminine pare să țină de heterogameția masculilor (XY), în cazul vertebratelor cercetate. Ipoteza este probată și la păsări, unde heterogameția este femelă (ZW), iar fenomenele se petrec invers, adică factorii de feminizare sînt mai puternici și domină asupra tendinței masculinizante genic. Aceste fapte duc la concluzia că hermafroditismul din fazele inițiale de dezvoltare ale oricărui organism unisexual are tendințe masculinizante sau feminizante, după cum masculul sau femela reprezintă sexul homogametic.

Un alt fenomen interesant este oferit de unele moluște marine cum sînt cele din genul *Crepidula* (scolca-papuc). Masculii din acest gen, care reușesc să se împerecheze cu o femelă, își păstrează pe mai departe sexul mascul; ceilalți masculi care nu sînt capabili să se împerecheze se transformă rapid în femele.

Multe animale gonocorice prezintă un hermafroditism rudimentar, nefuncțional, de un grad variabil. La unele animale caracterul bisexual apare foarte pregnant. De exemplu, unele specii de broască sînt inițial nediferențiate sexual. La animalele tinere toate organele de reproducere sînt de tip femel și numai mai târziu unele din ele devin de sex mascul. Masculii unor specii de broaște rîioase au oviducte rudimentare, care seamănă ca structură și histologie cu ovarele. Castrarea unor astfel de masculi provoacă dezvoltarea ovarelor și oviductelor și chiar transformarea genică a masculului într-un individ cu funcție femelă. Din încrucișarea unui astfel de mascul „transformat” cu un mascul obișnuit au apărut numai urmași de sex mascul. Cu toate că masculul transformat este fenotipic o femelă și se comportă ca atare, genotipul său, determinat de cromozomii respectivi, a rămas același ca și înainte de transformare. Un astfel de mascul cu fenotip femel produce spermatozoizi și nu ovule. Deci, diferențierea celulelor germinale primare în gameți nu depinde, în acest caz, de constituția genică a acestor celule, ci de componenții somatici ai glandelor sexuale în care se maturează celulele germinale primare. Adică structura anatomică și metabolismul glandelor sînt cele care determină să se producă ovule sau spermatozoizi.

Se conchide că între determinismul genic și diferențierea gameților este următorul raport: sistemul genic declanșează mai mult interacțiunea între două sisteme inductoare antagoniste și nu realizează o determinare rigidă a sexului. Acțiunea sistemului genic poate fi învinsă, uneori, de anumite influențe interne sau externe care acționează asupra acestor sisteme inductoare.

Astfel de exemple de inversare a sexelor pe cale naturală au sugerat biologilor posibilitatea folosirii unor preparate hormonale pentru inversarea sexului inițial la triton, la unele broaște (*Xeno-*

pus laevis), la unii pești (*Oryzias latipes*), păsări și alte animale. V. Danciakoff a efectuat mai multe experiențe cu pui de găină și cobai. Administrând hormonul sexului heterogametic la sexul homogametic, într-un stadiu embrionar timpuriu, a schimbat sexul inițial.

La găini se dezvoltă numai una din cele două glande sexuale embrionare și anume cea din stînga care devine ovar. În anumite condiții, sub influența hormonilor masculinizanți, suferă o inversare a sexului. O astfel de inversare de sex s-a obținut și în urma extirpării timpurii a ovarului. După această amputare a început să se dezvolte ovarul din dreapta, care s-a transformat treptat în testicul, chiar cu spermatozoizi. Exteriorul unor astfel de indivizi se abate spre sexul mascul.

Diferențierea sexelor la plantele superioare poate fi influențată prin acțiunea unor hormoni vegetali, cum sînt auxinele.

Sînt cercetători care arată influența unor hormoni sexuali de origine animală asupra diferențierii sexelor la plante. În acest sens pot fi menționate experiențele efectuate de V. Preda și colab. (1968), C. Panfil (1972). Prin tratarea porumbului cu hormonul gonadotrop corial de origine animală s-a reușit să se mărească gradul de feminizare a plantelor experimentate (număr mai mare de știuleți și apariția în masă de boabe în panicul).

Din cele expuse rezultă, printre altele, că inversarea sexelor prin intermediul unor factori externi este mai frecventă și mai ușor de indus la organisme care se găsesc mai jos pe scara animală. La animalele superioare, procentul inversiunilor sexuale scade deoarece sexele prezintă o oarecare autonomie mai pronunțată față de mediul de viață.

10.3. DIRIJAREA SEXULUI PRIN DIFERITE CONDIȚII DE MEDIU

- Temperatura scăzută produce masculinizarea la pești (păstrăv).
- O hrană insuficientă contribuie la dezvoltarea sexului mascul, fapt constatat și la om. În perioadele cu privațiuni alimentare (diferite calamități, războaie) se nasc mai mulți băieți.
- La animalele cu mai multe generații anuale, în nașterile de iarnă predomină masculii, iar în cele de vară predomină femelele.
- Din ovulele supramaturate iau naștere adesea numai masculi, iar din cele foarte tinere se nasc predominant femele.
- La bovine, porcine, cabaline, ca și la om, vîrsta părinților are influență evidentă: din părinți în floarea vîrstei rezultă mai mulți indivizi de sex femel, pe cînd în descendența celor foarte tineri și

bătrâni predomină indivizii de sex mascul. De exemplu, vierii sub 5 ani dau în descendență mai mulți masculi iar scroafele sub 3—4 ani dau naștere mai ales la femele. Când scroafele sînt fecundate la mai puțin de două luni de la ultima gestație vor naște mai mulți masculi, iar cînd fecundarea are loc după 80 de zile de la ultima gestație rezultă mai multe femele.

- La scroafele și vulpile argintii care produc mai mulți urmași predomină descendenți de sex mascul.

- La vaci, la lactațiile I—II crește numărul de tăurași, la lactațiile III—VII raportul dintre sexe este aproximativ egal, pentru ca după aceea să predomine din nou sexul mascul.

- Ouăle de găină, proaspăt eclozate și puse la incubație, produc 63,3% femele.

- Sperma de mamifere conservată la temperaturi scăzute și folosită în fecundarea artificială duce la mărirea numărului de femele.

- Iepuroaicele hrănite cu alimente alcalinizate, încrucișate cu iepuri hrăniți cu alimente acidifiante, produc de două ori mai multe femele decît masculi. Același fenomen s-a constatat și la cornute.

Raportul dintre sexe poate fi schimbat la iepuri și printr-un alt tip de hrănire diferențiată: femelele cu nutrețuri verzi și masculii cu concentrate. În acest caz s-a obținut în descendență un raport de 1 : 0,5 în favoarea sexului femel. Cînd tratamentul s-a inversat, raportul dintre femele și masculi a fost de 0,5:1,9 și de 0,2:1,7, dar în favoarea sexului mascul.

Un alt exemplu de schimbare a raportului dintre sexe și a modului de reproducere a unor viețuitoare îl constituie afidele din genul *Phyloxera*. Din cauza condițiilor de mediu are loc o variație sezonieră a modului de reproducere. Din ouăle de rezistență, de peste iarnă, cu $2n = 6$ cromozomi, apar în primăvară numai indivizi de sex femel, care se reproduc în tot cursul verii numai partenogenetic. Toamna are loc o diviziune mitotică netipică (un cromozom nu se repartizează la una din celulele-fiice), în urma căreia rezultă două celule: una cu 6 cromozomi, din care se dezvoltă o femelă, și una cu 5 cromozomi, din care se dezvoltă un mascul. Masculul produce deci două tipuri de celule sexuale: cu 3 și cu 2 cromozomi. Femela produce numai ovule cu 3 cromozomi. În urma fecundării ovulelor cu gameți masculi cu 2 cromozomi rezultă zigoți cu 5 cromozomi, care degenerază. În urma fecundării cu gameți masculi cu 3 cromozomi rezultă zigoți cu 6 cromozomi, care sînt de fapt ouăle de rezistență de peste iarnă. Ciclul amintit se reia apoi. Exemplul dat este un caz tipic în care condițiile de mediu își suprapun influența lor asupra determinismului cromozomal al sexelor.

Sub acțiunea unor temperaturi înalte, precis dozate, s-a suprimat diviziunea nucleului în timpul formării celulelor sexuale femele la viermii de mătase, provocând astfel dezvoltarea partenogenetică a ouălor. Toți urmașii mamei partenogenetice se aseamănă între ei ca și gemenii și toți sînt de sex femel. Deci în loc de organisme cu sexe diferite în proporție egală, unele linii au produs numai femele asemănătoare cu femela genitoare inițială. Această realizare deschide perspectiva obținerii unei descendențe pur masculine a căror gogoși dau cu 25—30% mai multă mătase decît cele ale femelelor.

La mamifere și la păsări se întrevăd perspective de a schimba raportul normal dintre sexe. Pentru aceasta se încearcă separarea din spermă a spermatozoizilor care conțin cromozomul X sau Z de cei care conțin cromozomi Y sau W, cu ajutorul electroforezei sau prin centrifugare. Prin însămînțări artificiale ar fi posibil să se folosească acea grupă de spermă care să asigure indivizi cu sexul dorit. La taurine s-a reușit, într-o oarecare măsură, să se separe prin centrifugare spermatozoizii cu cromozomul X de cei cu cromozomul Y. Prin însămînțare artificială cu spermatozoizi cu cromozomul X s-a favorizat nașterea unui număr mai mare de descendente femele decît în cazul însămînțării naturale.

Din lumea plantelor se cunosc, de asemenea, cazuri cînd determinarea sexului este sub influența condițiilor de mediu cum ar fi: lumina zilei, temperatura, umiditatea etc. De exemplu cînepa, cu sexele pe plante diferite (dioică), cînd este cultivată iarna în seră (în condiții de zi scurtă), proporția de plante femele ajunge la 80—90% față de 50% cît ar fi normal. Și porumbul suferă modificări de sex cînd este crescut în condiții de mediu nefavorabile, și anume: apar multe flori femele fertile în panicul, apar flori masculine fertile pe știulete, sterilitatea paniculelor și altele. Multe din aceste modificări la porumb au apărut cînd nu s-a asigurat regimul normal de lumină și căldură.

Din cele cîteva exemple rezultă în mod clar că la unele plante și animale (în special la cele inferioare), condițiile de mediu au un rol important în determinarea sexelor și asigurarea raportului dintre sexe. Uneori chiar mecanismul cromozomal de determinare genetică a sexului este condiționat și modificat de anumite condiții de mediu.

BIBLIOGRAFIE SELECTIVA

1. ACATRINEI, GH. (1975), *Biologia celulei vegetale*, Editura științifică și enciclopedică, București.
2. ANGHEL, I. (1979), *Citologie vegetală*, Editura didactică și pedagogică, București.
3. ARASU, N. T. (1968), *Self-incompatibility in angiosperms*, *Genetica*, 39, 1—24.
4. ASCHER, P. D. (1966), *A gene action model to explain gametophytic self-incompatibility*, *Euphytica*, 15, 179—183.
5. ASCHER, P. D., HENNY, C. Y. (1976) *The inheritance of pseudo-self-incompatibility*, *Theor. Appl. Genet.*, 48, 185—195.
6. BACCI, G. (1965), *Sex Determination*, Pergamon, Oxford.
7. BATEMAN, A. J. (1952), *Self-incompatibility systems in angiosperms. I. Theory*, *Heredity*, 6, 285—310.
8. BATEMAN, A. J. (1955), *Self-incompatibility systems in angiosperms. III. Cruciferae*, *Heredity*, 9, 53—68.
9. BREWBAKER, J. L. (1954), *Incompatibility in autotetraploid Trifolium repens I. Competition and self-compatibility*, *Genetics*, 39, 307—316.
10. BREWBAKER, J. L. (1957), *Pollen cytology and self-incompatibility systems in plants*, *J. Hered.*, 48, 271—277.
11. BREWBAKER, J. L. (1959), *Incompatibility and the pollen grain*, *Rec. Adv. in Bot.*, 2, 46.
12. BREWBAKER, J. L. (1959), *Homozygosity and S gene mutation*, *Nature*, 183, 1209—1210.
13. BUBAR, J. S. (1959), *Differences between self-incompatibility and self-sterility*, *Nature*, 183, 411—412.
14. CEAPOIU, N. (1980), *Evoluția speciilor*, Ed. Academiei, București.
15. CRĂCIUN, T., TOMOZEI, I., COLEȘ, N., NASTA, A. (1978), *Genetica*, Editura didactică și pedagogică, București.
16. CRĂCIUN, T., PĂTRAȘCU, MINODORA (1978), *Mecanismele eredității*, Editura Albatros, București.
17. CRĂCIUN, T. (1981), *Genetica plantelor horticole*, Editura Ceres, București.
18. CUPARENCU, B. (1971), *Probleme de farmacogenetică*. În: *Biologia moleculară și medicina modernă*, Editura medicală, București.
19. DARWIN, Ch. (1877), *Efectele fecundării încrucișate și ale autofecundării în regnul vegetal*, Editura Academiei, București, 1964.
20. DARWIN, Ch. (1881), *La descendance de l'homme et la sélection sexuelle*, Paris.
21. DIACONU, P. (1971), *Ereditatea și factorii mutageni*, Editura Ceres, București.
22. DICULESCU, I., ONICESCU, DOINA, BENGĂ, Gh., POPESCU, L. M. (1983), *Biologia celulară*, Editura didactică și pedagogică, București.
23. DOBZHANSKY, Th. (1970), *Genetics and Evolutionary Process*, Columbia University Press, New York.

24. DRACEA, I., BUTNARU, GAL-LIA (1979), *Genetica*, Lito Inst. Agr. Timișoara.
25. DRAGOMIR, N., PLAUCHITU, M. (1978), *Medicamentul — remediu și otrăvă*, Editura Facla, Timișoara.
26. DUBININ, N. P. (1977), *Mișcarea eternă*, Editura politică, București.
27. DUNCAN, K. (1973), *Effect of inbreeding on pseudo-self-compatibility in red clover*, *Euphytica*, 22, 535—542.
28. ESANU, VI. (1981), *Acizii nucleici virali*, Editura medicală, București.
29. GAVRILĂ, L. (1984), *Clasic și modern în știința eredității*, Editura Albatros, București.
30. GAVRILĂ, L., DĂBALĂ, I. (1981), *Descifrind tainele eredității*, Editura Dacia, Cluj-Napoca.
31. GHIZDAVU, I., TOMESCU, N., OPREAN, I. (1983), *Feromonii insectelor, „pesticide” din a III-a generație*, Editura Dacia, Cluj-Napoca.
32. GIOSAN, N., SAULESCU, N. A. (1972), *Principii de genetică*, Editura Ceres, București.
33. GORDON, Y. (1978), *Use of the sex reversed gene (Sxr) to investigate functional sex reversal and gonadal determination in mammals*. In: *Genetic mosaics and chimeras mammals*, Ed. L. D. RUSSEL, Plenum Press, New York-London.
34. HARTMANN, M. (1956), *Die Sexualität*, 2 ed. Fischer, Stuttgart.
35. HESLOP-HARRISON, J. (1975), *Incompatibility and pollen-stigma interaction*, *Ann. Rev. Plant. Physiol.*, 26, 403—425.
36. HESLOP-HARRISON, J., KNOX, R. B., HESLOP-HARRISON, Y., MATTSON, O. (1975), *Pollen-wall proteins: emission and role in incompatibility response*, *Biol. J. Linn. Soc.*, 7, 177.
37. HOEKSTRA, F. A. (1973), *Respiration and vitality of bi-and tri-nucleate pollen*, *Incopat. Newslett.*, 3, 42—54.
38. IONESCU-VARO, M. (1976), *Biologia celulară*, Editura didactică și pedagogică, București.
39. JACOB, F. (1976), *Logica viului*, Editura enciclopedică română, București.
40. LARMAT, J. (1977), *Genetica inteligenței*, Editura științifică și enciclopedică, București.
41. LEFFEL, R. C., MUNTJAN, A. I. (1970), *Pseudo-self-compatibility in red clover*, *Crop Science*, 10, 655—658.
42. LINSKENS, H. F. (1964), *Pollen physiology*, *Ann. Rev. Pl. Phys.*, 15, 255—270.
43. LINSKENS, H. F. (1965), *Biochemistry of incompatibility*, in *Genetics Today*, 3, 629—635.
44. LINSKENS, H. F. (1973), *The reaction of inhibition during incompatible pollination and its elimination*, *Physiol. rost.* 20, 192—203.
45. LINSKENS, H. F. (1975), *The physiological basis of incompatibility in angiosperms*, *Biol. J. Linnen. Soci.*, 7, 143—152.
46. LEWIN, R. A. (1954), *Sex in unicellular organisms*. In: *Sex in Microorganisms* (D. H. Wenrich, ed.), p. 100—133, Amer. Assoc. Adv. Sci., Washington, D. C.
47. LEWIS, D. (1942), *The physiology of incompatibility in plants. I. The effect of temperature*, *Proc. roy. Soc.*, 131, 13—26.
48. LEWIS, D. (1944), *Incompatibility in plantes, its genetical and physiological synthesis*, *Nature*, 153, 575—578.
49. LEWIS, D. (1956), *Incompatibility and plant breeding*, *Symp. exp. Biol.*, 2, 89—100.
50. LEWIS, D. (1965), *A protein dimer hypothesis on incompatibility*, *Genetics Today*, 3, 657—663.
51. KENDALL, W. A. (1968), *Growth of Trifolium pratense L. I. Pollen tube in compatible and incompati-*

- tible styles of excises pistils, Theor. Appl. Genet., 38, 351—354.
52. KROES, H. W. (1973), *An enzyme theory of self-incompatibility*, Incompat. Newsletter, 2, 5—14.
 53. KROH, M. (1966), *Reaction of pollen after transfer from stigmat to another*, Züchter, 26, 185—189.
 54. MAXIMILIAN, C., IONESCU, B. (1978), *Citogenetică medicală umană*, Editura Academiei R.S.R., București.
 55. MAXIMILIAN, C. (1982), *Genetica umană*, Editura științifică și enciclopedică, București.
 56. MITTWOCH, U. (1973), *Genetics of Sex Differentiation*, Academic Press, New York, San Francisco, London.
 57. MOTAS, C. (1972), *Charles Darwin — Viața și opera*, Editura științifică, București.
 58. NASRALLAH, M. F., BARBER, J. T., WALLACE, D. H. (1970), *Self-incompatibility proteins in plants: detection, genetics and possible mode of action*, Heredity, 24, 23—27.
 59. NEGRUȚIU, E., PETRE, A., PIPERNEA, A. (1969), *Genetica și ameliorarea animalelor*, Editura didactică și pedagogică, București.
 60. NETTANCOURT, D. de (1969), *Radiation effect on the one locus gametophytic system of self-incompatibility in higher plants*, Theor. Appl. Genet., 39, 187—196.
 61. NETTANCOURT, D. de (1972), *Self-incompatibility in basic and applied researches with higher plants*, Genet. agr. 26, 163—216.
 62. NICOLAE, I. (1978), *Mutageneza experimentală*, Editura Ceres, București.
 63. NOVITSKI, E., PEACOCK, W. J., ENGEL, J. (1965), *Cytological basis of „sex ratio” in Drosophila pseudoobscura*, Science, 148, 516—517.
 64. OHNO, S. (1964), *The sex chromatin: its origin and nature*, Brazilian Symposium on Mammalian Cytogenetics and related Problems in Radiobiology (São Paulo, Brazil, 1962), p. 253—267, Pergamon, New York.
 65. OLINICI, C. D. (1978), *Cromozomii în cancer*, Editura medicală, București.
 66. OLINICI, C. D. (1983), *Citogenetica clinică*, Editura Dacia, Cluj-Napoca.
 67. OPRESCU, S., OȚEL, V. (1974), *Genetica reproducției animale*, Editura Academiei R.S.R., București.
 68. PANDEY, K. K. (1956), *Mutation of self-incompatibility alleles in Trifolium pratense and T. repens*, Genetics, 41, 237—343.
 69. PANFIL, C. (1968), *Influence of the corial gonadotropic hormone on creating new inbred lines of corn*, Proceedings of the XII International Congress of Genetics, vol. 2, Tokio.
 70. PANFIL, C. (1974), *Genetica*, Editura didactică și pedagogică, București.
 71. PANFIL, C. (1980), *Întrebări și răspunsuri din genetică*, Editura Dacia, Cluj-Napoca.
 72. PARAIPAN, V. (1977), *Diagnosticul infertilității suinelor*, Editura Ceres, București.
 73. PREDA, V. (1968), *Determinarea și diferențierea sexuală la vertebrate*, Editura Academiei R.S.R. București.
 74. PROTASE, ARIANA (1974), *Acțiunea hormonului gonadotrop corial animal asupra proceselor de creștere și diferențiere sexuală la plante*, Teză de doctorat, Universitatea Cluj.
 75. RAICU, P. (1974), *Genetica*, Editura didactică și pedagogică, București.
 76. RĂVARUȚ, M., TURENSCHI, E. (1973), *Botanica*, Editura didactică și pedagogică, București.
 77. ROSEN, W. (1968), *Ultrastructure and physiology of pollen*, Rev. Pl. Physiol., 19, 435—462.
 78. ROȘCA, Gh. (1970), *Cercetări asupra modificărilor complexului ca-*

- riotyp și cromatina sexuală în anumite boli ereditare și în experiment, Teză de doctorat, IMF Cluj.
79. ROȘCA, STELA (1972), Cercetări cu privire la unele modificări ale complexului cariotip și cromatina sexuală în unele boli ereditare buco-dentare, Teză de doctorat, IMF Cluj.
 80. SEILER, J. (1965), Sexuality as a development process. In: *Genetics Today*, vol. II. Proc. Intern. Congr. Genet. S. J. Geert (ed.) Pergamon, Oxford, 199—207.
 81. SERRA, J. A. (1968), *Modern genetics*, vol. 3, Cap. Genetics of sex determination in relation to life cycles, Academic Press, London, New York.
 82. SPORICI, V. (1978), *Determinare și structură în genetica modernă*, Editura Junimea, Iași.
 83. STRICKBERGER, M. W. (1968), *Genetics*, The MacMillan Company, New York.
 84. STUGREN, B. (1975), *Ecologie generală*, Editura didactică și pedagogică, București.
 85. ȘANDOR, St. (1970), *Malformații și monștri*, Editura enciclopedică română, București.
 86. TOMOZEI, I. (1967), *Curs de genetică*, Lito. Inst. Agr., Iași.
 87. ZOLYNEAK, C. C. (1973) *Genetica umană*, vol. I. Lito. Univ., Iași.
 88. WESTERGAARD, M. (1958), *The mechanism of sex determination in dioecious flowering plants*, *Advanc. Genet.*, 9, 217—281.
 89. WHITING, P. W. (1943), *Intersexual females and intersexuality in Habrobracon*, *Biol. Bull.*, 85, 238—243.
 90. WITSCHI, E. (1939), *Modification of the development of sex in mammals and lower vertebrates*. In: *Sex and internal Secretions*, 145—225.
 91. WITSCHI, E. (1934), *Genes and inductors of sex differentiation in amphibians*, *Biol. Rev.*, 9, 460—488.
 92. WITSCHI, E. (1942), *Hormonal regulation of development in lower vertebrates*, *Cold. Spr. Harb. Symp. quant. Biol.*, 10, 145—153.